adansonia

16/3

ADANSONIA est un journal international consacré aux divers aspects de la botanique phanérogamique et plus particulièrement à la connaissance systématique du monde végétal intertropical. Chaque volume annuel se compose de quatre fascicules trimestriels totalisant 500 à 600 pages.

ADANSONIA is an international journal of botany of the vascular plants, particularly devoted to all aspects of the investigation of tropical floras. One annual volume consists in 4 quarterly issues amounting to a total of 500-600 pages.

ADANSONIA est publié par le Laboratoire de Phanérogamie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Manuscrits : Les articles proposés au journal pour acceptation ne doivent pas, en principe, excéder 25 pages une fois imprimés, illustrations comprises. Ils sont examinés par les responsables de la revue et soumis au besoin à un membre compétent du Comité de lecture. Un manuscrit peut être retourné à son auteur pour modification; il est instamment recommandé aux auteurs de lire attentivement les instructions détaillées en page 3 de cette couverture. Une fois acceptés les manuscrits sont normalement publiés rapidement (4 à 6 mois). En cas de refus d'un article, seules les pièces originales (illustrations) seront retournées à l'auteur.

Manuscripts: Papers submitted for publication should not exceed 25 printed pages. They are examined by the editorial board, and if necessary submitted to a special referee. A manuscript may be returned to its author to be modified, and authors should carefully read the directions printed on next inner cover page (English version sent on request). Accepted manuscripts are normally quickly published (within 4 to 6 months). Only original documents such as illustrations of a rejected paper are returned to the author.

Tirés-à-part : 50 tirés-à-part gratuits sont attribués par article, quel que soit le nombre de ses auteurs. Des exemplaires supplémentaires peuvent être commandés lors de l'envoi du manuscrit.

Reprints: 50 copies of each paper are printed free of charge, irrespective of the number of its authors. Additional copies may be ordered when the manuscript is being sent.

Correspondance : Toute correspondance (manuscrits, commandes, abonnements) doit être adressée à :
Postal address: Any correspondence (manuscripts, orders, subscriptions) should be adressed to:

ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE (Adansonia)
16, rue Buffon
75005 PARIS, France.

Abonnements/*Subscriptions:* Les abonnements permanents *(standing orders)* sont acceptés et soumis à préfacturation *(prepayment)*.
Tarif *(price)* 1977 (vol. 17) : FF 160.

AUTRES PUBLICATIONS DE L'ASSOCIATION DE BOTANIQUE TROPICALE

adansonia

TRAVAUX PUBLIÉS
AVEC LE CONCOURS
DU CENTRE NATIONAL DE LA RECHERCHE SCIENTIFIQUE
SOUS LA DIRECTION DE

A. AUBRÉVILLE
Membre de l'Institut
Professeur Honoraire
au Muséum

et

JEAN-F. LEROY
Professeur
au Muséum

Série 2

TOME 16
FASCICULE 3
1976

DATE DE PUBLICATION : 3 Décembre 1976

ISSN 0001-804X

MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Laboratoire de Phanérogamie
16, rue Buffon, 75005 Paris
1976

SOMMAIRE — *CONTENTS*

CENTRES TERTIAIRES D'ORIGINE, RADIATIONS ET MIGRATIONS DES FLORES ANGIOSPERMIQUES TROPICALES

André AUBRÉVILLE

AUBRÉVILLE A. — 3.12.1976. Centres tertiaires d'origine, radiations et migrations des flores angiospermiques tropicales, *Adansonia*, ser. 2, 16 (3) : 297-354. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : La distribution actuelle des familles tropicales dans le monde, leurs disjonctions, ne peut s'expliquer que si l'on admet : 1) l'existence permienne d'un monocontinent, la Pangée qui réunissait les socles de tous les continents actuels, et qui fut divisé en deux sous-continents, la Laurasie et le Gondwana séparés par une mer, la Téthys, variablement perméable à des migrations de flore; 2) la dérive continentale par extension des fonds océaniques, au Crétacé, où les continents américains du Nord et du Sud, l'Inde, l'Australo-papouasie et l'Antarctide se séparèrent de l'Afrique, avec leurs propres flores et dérivèrent vers leurs positions présentes; 3) un déplacement général vers le nord-est du bloc africain et eurasiatique au Tertiaire, entraînant un déplacement général de leurs flores tropicales suivant celui de l'équateur, et probablement l'évolution de celles qui s'adaptèrent aux nouvelles conditions climatiques et l'extinction d'autres; 4) que ce déplacement vers le nord-est se fit autour d'un centre indo-malésien fixe et donc climatiquement stable, le déplacement maximum se produisant en Amérique du nord et dans l'Alaska.

Ainsi se séparèrent au début du Tertiaire une flore tropicale laurasienne américaine-eurasiatique-indo-malésienne, dont on ne retrouve en dehors de l'Indo-malésie que des fossiles, et aussi des vestiges adaptés vivants. Les liaisons anciennes entre les éléments de ces flores primitives se firent entre l'Europe, l'Amérique du nord et l'Afrique durant certaines périodes tertiaires ou, suivant les conclusions des géologues et des géophysiciens, ces continents demeuraient soudés avant la séparation définitive.

Des centres d'origine gondwaniens des flores tropicales, au delà du centre primitif laurasien indo-malésien, se formèrent en Afrique occidentale, eux-mêmes longtemps reliés à un centre en Amérique du sud.

Dans l'hémisphère oriental, avant et après la dérive, s'établirent les centres d'origine de la flore australo-papoue, d'où est originaire notamment la flore capienne de l'Afrique du sud. De même certaines flores migrèrent par la voie australe du continent de l'Antarctide et atteignirent l'Amérique du sud, et ensuite l'Amérique du nord par la voie andine. Les possibilités géographiques et climatiques de ces migrations sont étudiées toujours en tenant compte des conclusions des géologues.

Entre toutes ces flores laurasiennes et gondwaniennes isolées par le morcellement de la Pangée, des liaisons purent encore se faire au Tertiaire à certaines périodes, par exemple : entre les deux Amériques, entre les flores eurasiatique et africano-malgache, au travers du Sahara et vraisemblablement aussi par l'Afrique orientale.

Cette histoire générale est évidemment très complexe, et la tentative d'explication de l'auteur est limitée par l'insuffisance de la connaissance des flores fossiles, en admettant même que celle de la distribution des flores existantes soit suffisamment établie.

Abstract: Present world distribution of floras implies: 1) a Permian single continent (Pangaea) split later into Laurasia and Gondwana; 2) a Mesozoic general continental splitting and ocean floor spreading; 3) a Cenozoic rotation of the continents north-eastwards around an Indo-Malesian stable center.

These moves account for the formation in the early Tertiary of a tropical Laurasian flora of which, outside Indo-Malesia, only fossils or adapted remnants can be found.

In the southern hemisphere several Gondwanian cradles originated before and during the drift with long-lasting connections between an eastern Australo-Papuan cradle, South Africa and South America through the Antarctic continent.

Later Tertiary migrations between the two Americas, or tropical Africa, Asia and Europe, explain the present intricated distribution of world floras. However, such tentative reconstructions keep strongly limited by a lack of knowledge of fossil floras.

André Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

SOMMAIRE

INTRODUCTION

Depuis longtemps des botanistes naturellement intéressés à la distribution des flores tropicales ont constaté que familles, tribus, et genres se répartissaient très inégalement dans le Monde tropical. Certains sont strictement monocontinentaux, d'autres se retrouvent dans plusieurs continents dans des aires géographiques séparées par des mers et des déserts. Un problème de centres d'origines, de radiations, et de migrations se pose donc. Il est lié aux diverses masses continentales et à leurs déplacements relatifs. Quant aux aires profondément disjointes établies par exemple sur des continents très éloignés les uns des autres, on peut songer à des migrations anciennes de flores, interrompues ici ou là en raison de perturbations climatiques ou orogéniques intervenues dans les temps géologiques. On reconnaît rapidement que les flores se répartissent aussi en flores holarctiques et flores australes, séparées, on ne sait trop pourquoi a priori, par la ligne de l'équateur.

On peut penser aussi à un ou des centres d'origines distincts, d'où familles, genres, auraient rayonné suivant les possibilités géographiques et climatiques, les uns dans l'hémisphère nord, d'autres au contraire austraux. Il est facile aussi de relier, sur une carte où sont indiquées les aires actuelles, toutes celles-ci par des traits représentant des migrations possibles dans des temps plus ou moins anciens. Ces traits peuvent être tracés même au travers des océans; on met alors en cause des migrations possibles à grande distance, fruits et graines passant d'un rivage océanique à un autre, au gré des courants marins, ou des vents, ou des oiseaux. Des faits ont été relevés où effectivement on a constaté que des graines ou fruits de très lointaine provenance avaient échoué sur des plages. Que ces graines aient conservé leur pouvoir germinatif après une longue traversée maritime, cela est moins évident, tout au moins dans certains cas. Que toute une flore comptant en particulier des espèces unisexuées, ait pu être transportée d'un bord à l'autre d'un océan, en conservant une aptitude générale à se réinstaller dans un nouveau territoire est moins crédible. Pour notre part nous ne croyons pouvoir recourir à ce genre d'explications indéfinies et faciles, sauf bien sûr dans le cas où il s'agit par exemple d'espèces de mangrove liées aux rivages des mers chaudes et qui de proche en proche peuvent se déplacer dans le temps sur des distances considérables. Nous en connais-

sons de nombreux exemples. Le genre *Nypa* par exemple, palmier limité aujourd'hui aux îles de l'archipel malais et de Ceylan, fut répandu au Tertiaire en Europe, au Sénégal et en Amérique. La seule question qui reste posée à son sujet est de savoir pourquoi il a disparu de l'Océan atlantique et de l'Europe. La Césalpinioïdée *Intsia bijuga* se trouve sur tous les rivages de l'Océan indien, de Madagascar à la Malésie, à la Nouvelle-Calédonie et au nord de l'Australie. Aucun doute en ce qui la concerne, ce sont les vagues qui de proche en proche, de mangrove en mangrove l'ont portée avec le temps sur des étendues marines considérables. Mais tous ces cas, quoique relativement nombreux, ne sont que cas particuliers. Les transports par les animaux, les oiseaux notamment, expliquent aussi beaucoup de cas de dispersion d'espèces, même sur de grandes distances. Mais ici nous nous préoccupons des migrations possibles de flores entières, lesquelles à notre avis ne peuvent se faire que par voies terrestres.

On a alors aussi proposé des déplacements par voies terrestres, le long de sortes de ponts intercontinentaux pouvant relier des continents à certaines époques géologiques. Il en existe des exemples actuels bien connus, celui de l'Amérique centrale par exemple qui relie les deux Amériques du nord et du sud. Dans les limites du périmètre d'un grand archipel, on peut aisément aussi concevoir des déplacements d'île en île, comme il s'en est produit par exemple dans les îles Caraïbes ou dans celles de l'archipel malésien, permettant des échanges entre les flores des deux Amériques et entre la flore de l'Est asiatique et la flore australo-papoue. L'hypothèse des ponts intercontinentaux est aujourd'hui abandonnée depuis que le fond des océans a fait l'objet depuis quelques années de multiples sondages, et de l'adoption générale d'un concept d'une Pangée initiale, berceau de toutes les flores primitives, et désarticulée au Crétacé.

Ce sont les sondages du fond des océans qui depuis 1960 environ ont apporté une véritable révolution dans les conceptions des géophysiciens, déclenchant bientôt celle des phytogéographes. Le fondement de la théorie, admise aujourd'hui unanimement semble-t-il, est qu'au Permien, il y a quelques 200 M.A., tous les continents étaient réunis en un seul, la Pangée, puis, qu'à l'époque du Jurassique inférieur, il y a 180 M.A., un démembrement du monocontinent se produisit, libérant en des temps divers tous les actuels continents. L'Amérique du nord se détachait de l'Europe, l'Amérique du sud de l'Afrique, un bloc Antarctide-Australasie soudé longtemps à l'Afrique du sud s'échappait d'abord vers le nord-est, avant de se diviser lui-même; l'Antarctide dérivait vers sa position actuelle, et l'Australasie continuant sa dérive venait buter contre l'extrémité malésienne de l'Asie du sud-est. L'Inde qui était un morceau de l'Afrique orientale s'en écartait et dérivait vers l'Asie à sa place actuelle, provoquant le gigantesque soulèvement de l'Himalaya. Tel fut, sommairement, le schéma du démembrement de la Pangée. Celle-ci était d'ailleurs déjà dédoublée en deux continents géants, séparés par une mer, la Mésogée ou Téthys, dont l'actuelle Méditerranée est le vestige. Au nord, l'Asie, l'Europe, l'Amérique du Nord constituaient la Laurasie boréale; le reste du monde, le Gondwana austral, comprenait, après la désarticulation commencée au Crétacé inférieur, l'Afrique, l'Amé-

rique du sud, l'Inde avant sa dérive vers l'Asie, l'Antarctide fondement de l'actuel inlandsis sud, et les terres australasiennes (australo-papoues).

Il ne restait plus qu'à relier les deux Amériques par l'Amérique centrale. En gros, le Monde géophysique moderne était alors formé.

Au début de ce siècle, un physicien génial, WEGENER, avait eu cette conception d'un continent unique, rassemblant toutes les terres puis, leur détachement continent par continent. Elle ne souleva que des objections et s'effaça dans l'indifférence générale, même des spécialistes les plus éminents. Cependant, étant encore dans l'ignorance du bouleversement qu'apportait l'étude du fond des océans, en 1969, dans un essai sur la distribution et l'histoire des Angiospermes nous exprimions notre conviction que les radiations des flores dont nous constations les effets par la connaissance de leurs aires actuelles, ne pouvaient s'être produites que par des voies terrestres et que le principe de la théorie wégenérienne pouvait seul apporter le fondement d'une explication scientifique. Nous écrivions alors « Nous sommes donc ramenés à l'hypothèse de WEGENER, raisonnant en phytogéographe et biologiste, à cette construction de l'esprit si simple qu'on l'a qualifiée de simpliste, alors qu'elle est simplement géniale... Nos arguments sur la nécessité d'un groupement primitif des flores sont en effet aussi valables que d'autres... nous avons été conduit, en dépit d'une résistance intérieure due à un préjugé défavorable né presque inconsciemment des multiples critiques adressées à l'hypothèse de WEGENER, à admettre une telle hypothèse comme la seule satisfaisante pour des phytogéographes ».

Depuis, les géophysiciens ont donné l'explication du mécanisme de la dispersion des continents par l'expansion du fond des océans, due à des mouvements de convection de l'asthénophère terrestre, repoussant lentement (plusieurs cm par an) les plaques rigides qui fragmentent l'écorce terrestre, lesquelles portent continents et océans.

L'intuition de WEGENER repose donc maintenant sur des bases mesurables solides qui sont, unanimement ou presque, acceptées. De nombreux ouvrages de géophysique et d'océanographie traitent de cette question capitale. Nous ne pouvons nous y attarder. Nous nous présentons en phytogéographe à qui un monde nouveau s'est ouvert aux investigations, aux recherches, aux hypothèses. Partout dans le Monde, botanistes, paléobotanistes et palynologistes se sont lancés sur ces pistes nouvelles.

La découverte du magnétisme terrestre rémanent devait presque en même temps apporter le complément de preuves indispensables, en permettant par la mesure du magnétisme rémanent de certaines roches ayant été portées autrefois à de hautes températures (aimantation thermorémanente), de déterminer leurs coordonnées terrestres à l'époque où elles étaient sorties du feu de la terre. Les physiciens purent alors suivre les déplacements des continents à la surface du Globe durant les temps géologiques, par des mesures expérimentales du magnétisme rémanent de ces roches anciennes, et l'emploi d'ordinateurs.

En quelques années, depuis 1970 surtout, les études surgissent pour proposer sur des données nouvelles, des explications de la distribution des flores. Des modèles nouveaux de la terre aux époques géologiques, tenant

compte des faits géologiques et du paléomagnétisme, sont proposés. Botaniste, nous ne pouvons apporter que des faits phytogéographiques. Logiquement toute tentative de reconstitution de la distribution des terres aux différentes époques géologiques, doit permettre des explications plausibles de la répartition des flores actuelles et des flores fossiles autant qu'elles sont suffisamment connues. Les reconstitutions des géophysiciens sont finalement soumises au critère des phytogéographes. La bonne concordance des faits constatés séparément par les uns et les autres est la meilleure preuve de la validité des résultats. SCHUSTER (1972) a même écrit que les nécessités biogéographiques s'imposent avant les évidences géologiques.

Une discrimination préliminaire s'impose dans l'histoire des différentes flores du Globe; certaines sont dites laurasiennes parce qu'elles sont issues de la Laurasie. D'autres sont gondwaniennes parce que leur berceau fut dans l'ancien continent du Gondwana. Entre ces deux supercontinents primitifs s'étendait la Mésogée (Téthys), mer allongée sensiblement suivant un parallèle terrestre, mer parfois très vaste, obstacle à des propagations de flores, parfois étroite ou parsemée d'îles qui au contraire permettaient des passages de flores, comme il y a encore dans la Méditerranée, Baléares, Corse, Sardaigne, Sicile, Malte, Chypre, etc... Les découpures du rivage de la Mésogée, ses périodes d'ouverture et de fermeture, sont mal connues encore aujourd'hui et les passages transmésogéens de certains groupes floristiques dans le cours des temps demeurent toujours problématiques.

La séparation entre flores laurasiennes et flores gondwaniennes ne fut pas absolue. Des apports des flores gondwaniennes en Laurasie sont parfois évidents comme par exemple la soudure à l'Asie du sud du semi-continent indien détaché de l'Afrique du nord-est, et celle de l'Australasie en fin de dérive butant contre le plateau malésien. En sens contraire, les passages transmésogéens de flore laurasienne de l'Eurasie à l'Afrique sont vraisemblables ou sûrs parfois; de même en Afrique orientale, il y eut des coulées de flore laurasienne eurasiatique qui se reconnaissent encore jusque dans la flore malgache.

L'Asie du sud-est et la Malésie (archipel malais) ont aujourd'hui une flore primitive mixte laurasienne d'origine et gondwanienne d'introduction. La Nouvelle-Guinée géologiquement partie de l'Australasie gondwanienne a été envahie par une flore laurasienne, dans le bas pays et surtout en montagne. L'Australie du nord-est également, mais dans une moindre mesure.

L'Europe, l'Amérique du nord et l'Asie étaient et sont demeurées laurasiennes. L'Afrique continentale est essentiellement un bloc gondwanien; de même que l'Amérique du sud.

A partir de la connaissance des aires actuelles et autant que possible de celle des flores fossiles nous exposerons nos vues sur les grands problèmes phytogéographiques qui se posent sur la Terre. Nous n'ignorons pas les insuffisances de notre documentation de base. Il faudrait pour relier dans le passé des flores vivantes affines mais aujourd'hui séparées, la connaissance des vestiges fossiles des flores qui ont jalonné autrefois les voies de migration. Les progrès de la paléobotanique sont lents parce que difficiles à acquérir, et les résultats de certains paléobotanistes sont souvent contestés

par d'autres paléobotanistes même lorsqu'ils se limitent à l'étude des flores fossiles tertiaires sans oser aller en deçà. La comparaison des flores fossiles plus anciennes (crétacées) avec les flores tertiaires et plus encore avec les flores modernes est reconnue en effet encore plus difficile et aléatoire (Doyle). De sorte qu'il peut paraître aventuré en particulier de déterminer la position d'éventuels centres d'origines de différentes flores. Il nous paraît logique et incontestable que certains furent laurasiens et d'autres gondwaniens.

Nous avons aussi été tenté, depuis 1969, par un postulat d'aprés lequel les flores primitives d'Angiospermes se seraient d'abord individualisées dans les régions tropicales et subtropicales, c'est-à-dire que la position de l'équateur, variable sur les continents avec la mobilité de ceux-ci, aurait commandé l'apparition des centres d'origine et de leurs radiations dans le temps. Les actuelles flores tempérées dériveraient en conséquence des flores tropicales primitives. Nous rejoignons ici les conceptions d'Axelrod. Si nous considérons d'autre part, qu'en raison d'un mouvement général vers le nord de la Pangée, l'équateur après avoir occupé des positions à haute latitude dans l'hémisphère boréal, sera « descendu » apparemment vers des latitudes plus basses, à des époques correspondant probablement à la naissance puis à l'expansion des Angiospermes, nous sommes amenés à penser, très hypothétiquement certes, que des centres d'origines laurasiens holarctiques tropicaux furent les plus primitifs (Amérique du Nord, Europe, Asie) puis, toujours en rapport avec les positions de l'équateur traversant le Gondwana du nord au sud, d'autres centres indépendants se formèrent, ceux-ci véritablement gondwaniens. Il y eut aussi simultanément de la part des flores laurasiennes tropicales une tendance normale à suivre vers le sud, le mouvement de l'équateur. L'observation de certaines aires actuelles des familles d'origine laurasienne montre bien parfois cette division entre des groupes floristiques qui ont survécu et se sont adaptés pour une part à des conditions climatiques tempérées ou même froides et pour une autre part ceux qui ont migré et évolué dans de nouvelles régions en voie de tropicalisation, toujours en suivant l'équateur, mais en retrait. Nous avons déjà exposé cette hypothése sur les origines polytopiques des Angiospermes (1974 a-c).

Plus loin nous donnerons des exemples de genres très répandus et trés connus, considérés comme des représentants typiques incontestés de la flore tempérée subarctique, dont les aires actuelles cependant marquent des tendances déjà anciennes à un déplacement vers le sud, c'est-à-dire vers des régions subtropicales, ces déplacements étant au surplus en rapport avec des évolutions morphologiques (*Quercus*, *Juglans*, *Ulmus*).

La division des flores en Flore laurasienne et Flore gondwanienne est un concept phytogéographique et aussi systématique. Il est raisonnable d'imaginer que dans la Pangée, les ancêtres des flores actuelles, évoluèrent et migrèrent suivant les incitations variables dans le temps, des climats et de la géographie. La déchirure de la Mésogée lorsqu'elle intervint séparant une Laurasie d'un Gondwana, sépara physiquement des groupes botaniques laurasiens et des groupes gondwaniens, qui évidemment n'étaient pas né-

cessairement distincts systématiquement, mais les évolutions indépendantes qui ne purent manquer d'intervenir dans chacun des deux grands demi-continent, ne purent avoir d'autre résultat que d'individualiser dans chacun d'eux de nouvelles flores, les unes donc véritablement laurasiennes et les autres gondwaniennes, abstraction faite des relations qui purent s'établir entre elles à la faveur de liaisons transmésogéennes transitoires. Ceci explique que dans les descendances actuelles des flores pangéennes, il y a des familles, tribus, genres qui sont spécifiquement laurasiens ou gondwaniens, mais aussi que certains groupes systématiques ont pu persister dans les flores modernes qui sont partiellement laurasiens et partiellement gondwaniens.

Nous citerons l'exemple des deux familles des Sapotacées (1973) et des Bombacacées (1975 b), surtout gondwaniennes mais avec des parties laurasiennes.

SAPOTACÉES :

Tribu des Madhucées, exclusivement indo-pacifique et laurasienne.
Tribu des Palaquiées, exclusivement laurasienne d'origine, mais des intrusions en Australo-papouasie.
Tribu des Manilkarées, gondwanienne, mais irradiations dans toute la zone tropicale actuelle (Asie, Océanie).
Tribu des Mimusopées, gondwanienne (strictement africaine), en dépit d'une unique espèce de *Mimusops* des régions maritimes, en Asie et Océanie.
Tribu des Sidéroxylées, origine probable malgache (gondwanienne), Afrique et Asie.
Tribu des Sarcospermées, laurasienne.
Tribu des Kantouées, gondwanienne.
Tribu des Lecomtédoxées, gondwanienne, mais un genre laurasien.
Tribu des Planchonellées, gondwanienne, exception du genre *Planchonella* plutôt laurasien.
Tribu des Poutériées, gondwanienne.
Tribu des Chrysophyllées, gondwanienne.
Tribu des Malacanthées, gondwanienne.
Tribu des Omphalocarpoïdées, gondwanienne.

BOMBACACÉES :

Tribu des Durionées, laurasienne.
Tribu des Adansoniées, gondwanienne, sauf le genre *Bombax* d'origine laurasienne.
Tribu des Matisiées, Catostemmatées, Hampées, Ceibées, toutes gondwaniennes.

Ajoutons que des fossiles de Sapotacées et de *Bombax* sont signalés en Europe, ce qui prouve que ces familles eurent bien au Tertiaire certaines attaches laurasiennes.

FLORES LAURASIENNES

Sous ces réserves la division des flores en deux groupes gondwanien et laurasien correspond bien à une réalité phytogéographique et taxonomique, mais l'attribution d'une famille systématique particulière à l'un ou l'autre de ces 2 groupes doit être soigneusement motivée; il est préférable dans certains cas de considérer des groupes taxonomiques plus petits que la famille qui se placent plus aisément dans l'un ou l'autre groupe.

LA FLORE TERTIAIRE TROPICALE ET SUBTROPICALE EURASIATIQUE

Nous disposons d'une preuve éclatante de la tropicalisation de l'Europe à l'Éocène inférieur, avec les 350 espéces fossiles de la « London Clay Flora » étudiée par Reid & Chandler (1933) et Chandler (1954). 11 % des fossiles reconnus dans ces argiles éocénes appartiennent à 5 familles exclusivement tropicales : Nypacées, Burséracées, Icacinacées, Flacourtiacées, Sapotacées, et 32 % à 14 familles aujourd'hui largement tropicales, Palmiers, Olacacées, Annonacées, Méliacées, Lauracées, Anacardiacées, Eléocarpacées, Apocynacées, etc...

Dans la « Genèse de la Flore terrestre » de A. L. Guyot (1948) l'auteur passe en revue les flores fossiles connues en Europe. Les flores tropicales sont largement représentées dans les dépôts tertiaires. G. de Saporta et d'autres ont reconnu des mélanges de flores subtropicales et tropicales, principalement des Lauracées, Moracées, Sterculiacées, *Magnolia*, Araliacées, *Juglans*, etc... dans le Bassin Parisien. Fridel a trouvé des Palmiers de grande taille. Partout les Palmiers abondent à la limite de l'Éocène et de l'Oligocène. Dans des dépôts prés de Darmstadt en Hesse, explorés par Engelhardt est signalé un ensemble trés diversifié de 323 Dicotylédones, 9 Coniféres, 12 Monocotylédones. Parmi les Dicotylédones je remarque ces genres tropicaux : Sapotacées (*Mimusops*), *Bombax*, *Sterculia*, *Grewia*, *Carya*, *Mangifera*, *Laurus*, *Vitex* et, en mélange, des *Magnolia*, chênes, puis remarquablement aussi des Césalpiniacées dont *Cæsalpinia*, *Cercis*, *Bauhinia*. Dans les gypses d'Aix, parmi des formes ancestrales des espéces provençales actuelles, de Saporta découvre, dans la flore de la fin du Tertiaire, des *Diospyros*, *Myrica*, *Celastrus*, *Magnolia*, *Bombax*, *Sterculia*, *Sapindus*, *Pittosporum*, *Laurus*, etc...

On peut être étonné de trouver partout en mélange des genres de l'actuelle zone tempérée et des genres nettement tropicaux. Cela peut s'expliquer parce qu'il est probable que beaucoup de genres actuellement exclusivement tempérés étaient au Tertiaire représentés par des espèces tropicales aujourd'hui disparues. Les climats étaient différents, mais l'écologie ne peut être en défaut. Les chênes mélangés aux Sapotacées, *Bombax*, etc... étaient sans doute des chênes tropicaux aujourd'hui disparus.

Citons encore quelques résultats récents de prospections palynologiques

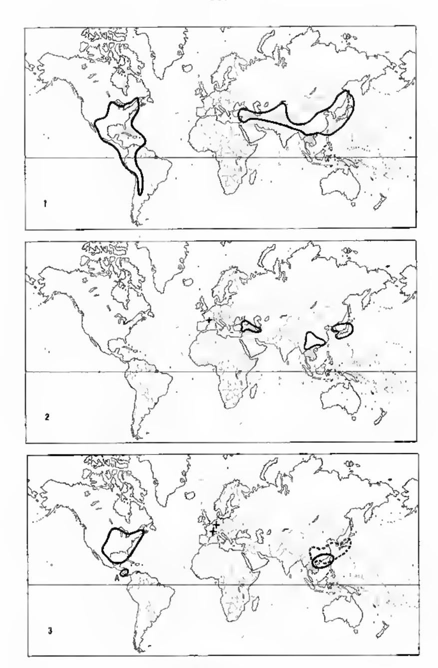
en France. Dans les formations paléogènes sous-marines de la Manche orientale étudiées par AUFFRET & GRIVAS-CAVAGNETTO (1975) ont été relevées les séries suivantes : *Engelhardtia, Platycarya, Carya*, Juglandacées, Tiliacées, Palmiers, Fagacées, Aquifoliacées, Nyssacées, Flacourtiacées, Acéracées, Sapotacées, Ulmacées, Myricacées; nous insistons sur celles qui rappellent étonnamment certaines séries actuelles de Juglandacées de l'Asie du SE et malésiennes : *Engelhardtia, Platycarya, Carya*. De même dans des analyses polliniques du Plio-Pleistocène dans le sud des grandes Causses (ILDEFONSE, SUC & VERNET, 1976) on retrouve encore les *Engelhardtia, Juglans, Pterocarya, Nyssa, Parrotia, Liquidambar*, tous genres qui caractérisent encore les forêts actuelles du SE des U.S.A. Les rapprochements avec la flore du nord de la Floride et du SE des U.S.A. en général sont frappants, par ces genres : *Liquidambar, Carya, Nyssa, Ilex, Juglans, Liriodendron, Magnolia*, etc. Les analyses polliniques de STEFAN MACKO en basse Silésie dans des houilles brunes du Miocène, lui ont fait reconnaître 57 % d'éléments tropicaux et subtropicaux, dont beaucoup rappellent la flore du SE des U.S.A. et de la Floride.

Tous ces genres ne sont plus représentés en Europe occidentale que par des fossiles qui témoignent des liaisons intertropicales qui existèrent à diverses époques du Tertiaire entre flores nord-américaine, européenne et indo-malésienne, mais qui en Europe disparurent à l'époque glaciaire. Cela nous conduira à considérer un peu plus longuement certaines familles.

LES MIGRATIONS DE CERTAINES FLORES LAURASIENNES EURASIATIQUES VERS LE SUD ET LEUR ÉVOLUTION CONSÉQUENTE

Les ancêtres des genres caractérisant aujourd'hui la flore tempérée de la zone boréale occupèrent au Tertiaire des aires beaucoup plus septentrionales.

Cas du genre *Quercus* (Fagacées) : sur une carte (Pl. 2, *4*) de la distribution du genre *Quercus* (SOEPADMO, 1972), on constate d'abord que l'aire actuelle est continue de l'Europe au Japon, traversant l'Iran et longeant l'Himalaya. Elle resurgit en Amérique du nord. Les gîtes fossiles sont très nombreux au nord de l'aire actuelle, dans l'Alaska, au Canada, en Islande et dans toute l'Europe, témoignant de l'extension très ancienne des *Quercus* dans des zones subarctiques. A l'opposé, l'aire actuelle se prolonge par places en pleine zone tropicale, dans l'Asie du SE et dans certaines îles malésiennes. En Amérique, le genre *Quercus* a pénétré dans toute l'Amérique centrale puis, par l'étroit couloir qui se présente au sud du Mexique, en Amérique du sud où il a progressé en suivant les chaînes de montagnes jusque dans le nord de la Colombie. Les chênes sont particulièrement nombreux dans cette partie occidentale de l'aire du genre surtout en montagne; on signale même une espèce mêlée à la flore tropicale des terres basses du Mexique. Dans l'ensemble les migrations du genre depuis les terres subarctiques vers les terres tropicales sont bien marquées.



Pl. 1. — Aires de répartition : **1, Juglans; 2, Pterocarya** (+ fossiles en Europe); **3, Carya** (+ fossiles en Europe), et **Platycarya** (tirets).

LA FAMILLE DES MAGNOLIACÉES

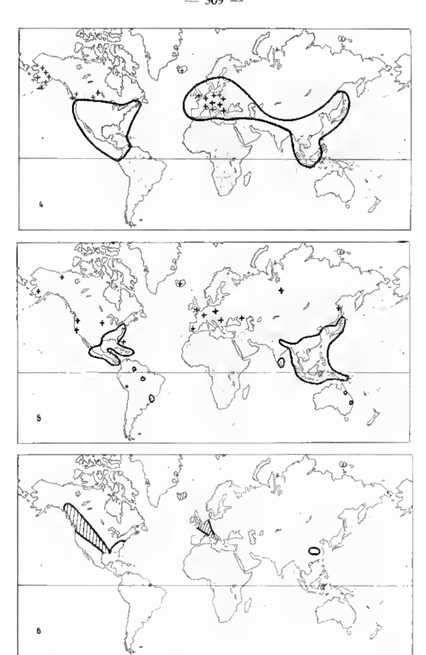
Considérée comme une des familles les plus primitives des Angiospermes, la distribution des espèces vivantes (40 genres) et fossiles offre une démonstration presque complète de l'histoire géologique et contemporaine de la Flore laurasienne. Les fossiles abondent de l'Alaska aux U.S.A., en Islande, en Europe, Russie, Sibérie, en Mandchourie (face à l'île Sakhaline). Leur ligne générale se relie aux aires principales actuelles qui ont atteint des limites en zone tropicale ou subtropicale nettement plus méridionales que les aires fossiles. Aux U.S.A. les Magnoliacées, comptent encore 8 espèces de *Magnolia* et un *Liriodendron* (Pl. 2, *6*) dans le sud-est du pays, témoins de l'ancienne occupation du pays. La famille couvre tout le Mexique et les Grandes Antilles. Des petites aires isolées, d'aprés Dandy (1968) (Pl. 2, *5*) s'observent encore en Amérique du sud, jusque dans le sud du Brésil (genre *Talauma*). La migration des Magnoliacées vers l'Amérique du sud se produisit au Miocène moyen lorsque la connection entre les deux Amériques fut bien établie.

L'Europe ne connaît plus que des fossiles. Aucun représentant de la famille, ni fossile, ni vivant, n'est signalé en Afrique.

L'aire s'épanouit à nouveau en Chine et en Indomalésie. Nous avons rectifié d'aprés Sauer & Ehrendorfer (1970) un croquis de l'aire de la famille que nous avions publié dans *Adansonia* (1974 b). L'aire se prolonge en effet en Nouvelle-Guinée et en outre sous forme de deux îlots, sur la côte Est de l'Australie.

Apparaissent donc particulièrement bien sur la carte de la distribution des Magnoliacées, les vestiges de la flore laurasienne primitive en Amérique du nord, Europe et U.R.S.S., ainsi que les centres de distribution actuels qui ont poussé quelques éléments plus au sud en Amérique du sud et en Australie. Entre ces centres s'ouvre le vide de l'Europe et celui intégral de l'Afrique. La chaîne mésozoïque continue de la famille primitive s'est donc renforcée ou enfoncée vers le sud à ses extrémités et elle s'est rompue au centre.

Le cas le plus remarquable est celui du genre *Liriodendron* (Pl. 2, *6*). Les fossiles sont très abondants en Amérique du nord, puis en Europe occidentale et en Islande. Le genre est encore vivant dans une petite aire du SE des U.S.A., puis dans une petite aire chinoise. Ces reliques du passé géologique, ces petites survivances américaine et chinoise, font d'abord regretter l'absence d'autres jalons fossiles d'une aire qui traversait la Laurasie tout entière. Mais aussi ne sont-elles pas l'image d'un genre en voie d'extinction qui au Tertiaire fut une des composantes d'une flore tropicale subarctique, et qui dans sa partie la plus septentrionale ne participant pas à la migration générale vers la zone tropicale qui s'était déplacée, ne réussit pas à s'adapter au climat devenu tempéré, ni à migrer plus au sud, ne put non plus supporter des périodes plus froides, et fut ainsi condamnée à dépérir, ceci en dépit de l'apparence quelquefois très belle des grands *Liriodendron* que l'on admire encore.



Pl. 2. — Aires de répartition : **4, Quercus** d'après Soepadmo (Flora Malesiana 7, 1972); **5, Magnoliacées** (+ fossiles) d'après Dandy (1968), Sauer & Ehrendorfer (1970); **6, Liriodendron** (aires fossiles hachurées).

LA FAMILLE DES JUGLANDACÉES

Elle est une des plus représentatives de la flore laurasienne eurasiatique. Le genre *Juglans* en Laurasie s'étend depuis la Turquie orientale, le nord de l'Iran, les Républiques soviétiques de l'Asie centrale, la Chine, le Japon et la Mandchourie. Son aire (Pl. 1, *1*) pénètre donc nettement en Asie centrale, mais sa limite sud se tient éloignée de l'Océan indien; la Thaïlande et toute l'Indo-malésie sont hors de l'aire. Cette aire paraît donc caractéristique d'une flore tempérée chaude, non tropicale. Ce qui est remarquable est qu'elle s'étire le long et au sud de l'Himalaya, prouvant ainsi la réalité d'un passage possible de l'Est à l'Ouest au sud des hauts massifs montagneux du nord de l'Inde. En Europe, le genre a disparu, mais les fossiles reconnus attestent une ancienne extension de l'aire des *Juglans* jusqu'à l'Océan atlantique.

De l'autre côté de l'Océan atlantique, les *Juglans* occupent une grande partie des U.S.A., toutes les Antilles, l'Amérique centrale et pénètrent en Amérique du sud, suivant la chaîne des Andes jusque dans le nord de la République Argentine. L'Afrique est totalement disjointe, aucun fossile de Juglandacée n'y a été encore reconnu.

L'étude du genre *Juglans* ne peut être dissociée de celles d'autres genres de la famille. *Engelhardtia* contrairement à *Juglans* est indomalésien, comme s'il prolongeait en zone tropicale le genre *Juglans*. Il existe aussi à l'état fossile en Europe occidentale. *Pterocarya* a une aire (Pl. 1, *2*) du type de *Juglans*. Cette aire va de la France (fossiles) à l'Eurasie et au Japon, mais elle est découpée actuellement en trois aires séparées : Turquie orientale, Caucase, nord Iran; sud Chine; Japon. Pas de prolongement en Malésie.

Carya (Pl. 1, *3*) est réduit à 2 aires disjointes; l'une aux U.S.A., l'autre en Chine du sud; pas de contact avec la Malésie; mais des fossiles en France.

Platycarya (Pl. 1, *3*) se répand de la Chine du sud au Japon.

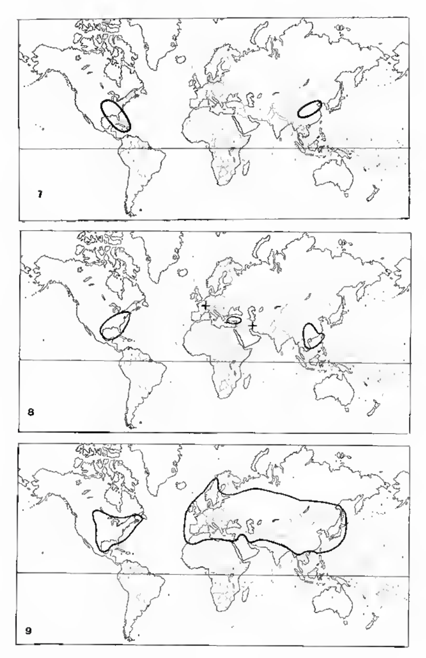
Ce groupe de 5 genres est typiquement laurasien. L'Europe occidentale est aujourd'hui disjointe mais, par ses fossiles elle marque bien la liaison ancienne qui existait entre l'Amérique du nord et l'Eurasie. Seul *Engelhardtia* indique nettement une progression du groupe vers la zone tropicale.

LA FAMILLE DES ULMACÉES

Intéressante également est à signaler la distribution échelonnée du Nord au Sud, de trois genres d'Ulmacées (AUBRÉVILLE, 1974 c).

Les trois genres laurasiens d'Ulmacées, *Ulmus*, *Celtis*, *Aphananthe*, montrent bien par une sorte d'enchaînement de leurs aires, comment celles-ci se sont placées depuis les temps les plus anciens, d'abord envahissant la zone boréale, puis la zone australe.

Ulmus (Pl. 3, *9*) appartient, dans l'ensemble, aux zones tempérées et froides. Son aire générale couvre massivement l'est de l'Amérique du nord et plus massivement encore l'Europe et une grande partie de l'Asie. Cependant les limites sud des aires continentales pénètrent la zone subtropicale :



Pl. 3. — Aires de répartition : **7, Catalpa**; **8, Liquidambar** (Hamamélidacées, + fossiles); **9, Ulmus.**

en Amérique, en Floride et au Mexique; en Europe, elles englobent les pays méditerranéens; en Asie elles touchent les frontières nord de l'Inde et de l'Indochine.

Le genre *Celtis* (Pl. 4, *10*) marque une translation générale vers le sud des aires type *Ulmus*. Il recouvre encore toute l'Amérique du nord, mais plus au sud aussi le Mexique et s'étale même dans une bande traversant l'Amérique du sud, jusqu'au sud du Brésil.

Dans la région méditerranéenne subsiste le *Celtis australis* (Micocoulier). Son aire est séparée par le vide du Sahara, de tous les autres *Celtis* africains qui s'étendent sur toute l'Afrique et Madagascar.

En Asie le *Celtis* méditerranéen est prolongé vers l'Asie centrale par une bande d'espèces qui envahissent le Japon, toute l'Asie du sud-est et qui, devenues franchement tropicales, s'étalent sur toute la Malésie, la Mélanésie et la Polynésie, jusqu'aux côtes orientales de l'Australie.

Enfin le genre *Aphananthe* (Pl. 4, *11*) emprunte toutes ces voies de migrations qui ont donné naissance aux développements successifs sur la Terre des deux genres précédents, mais sans leur ampleur. Il s'étire maigrement, dessinant sur nos cartes une aire très déchiquetée qui serait très difficile à interpréter si les deux autres genres ne suggéraient par l'examen des leurs par quelles voies les extensions ont pu se faire. *Aphananthe* est formé de trois flux laurasiens :

1) Un du nord de l'Amérique aboutissant à l'espèce actuelle mexicaine *A. mexicana*.

2) Un de l'Asie antérieure, atteignant l'extrémité nord de Madagascar, — formant l'espèce malgache *A. sakalava* —, quand Madagascar occupait une position nord dans le golfe de Somalie. Par la même voie est venu du nord-est le petit genre isolé *Barbeya*, Ulmacée comme *Aphananthe*, fixé aujourd'hui sur la Somalie et l'Éthiopie.

3) Une 3e voie provenant de l'Asie centrale atteint le Japon et la Chine, *A. aspera*; l'Asie du sud-est, Inde, Birmanie, Indochine, *A. cuspidata;* puis la Malésie aux Philippines et finalement l'Australie, *A. philippensis*.

LA FLORE ÉOCÈNE TROPICALE LAURASIENNE DE L'AMÉRIQUE DU NORD

La flore de l'Amérique du nord compte de nombreuses reliques d'une flore tropicale, concentrées plutôt vers le sud-est des U.S.A., dont le climat tempéré chaud, à court hiver, est propice à recueillir ces vestiges d'une flore tropicale. L'Europe à cet égard ne présentait pas les avantages du continent de l'outre-atlantique, et les glaciations quaternaires ont été particulièrement dévastatrices pour la flore européenne. La flore du sud-est de l'Amérique du nord ne peut que surprendre un botaniste européen. Je lis encore avec quelque surprise dans mes notes de voyage dans une forêt des Montagnes Bleues des Appalaches du Sud aux confins du Tennessee, de la Géorgie et de la Caroline du sud, l'existence en mélange, dans la flore arborescente, de :

13 espèces de chênes, 7 *Carya* (hickory), 2 noyers (*Juglans*), 1 *Liriodendron* (Tulipier), 5 *Magnolia*, 1 *Nyssa* (Tupelo), 1 *Gleditsia* (Césalpiniées), 1 *Liquidambar* (Hamamélidacées), 1 *Gymnocladus* (Césalpiniées), 1 mûrier (*Morus*), 1 *Cercis* (Bauhiniées), 1 *Sassafras* (Lauracées), 1 *Cladrastis* (Sophorées), 1 *Symplocos*, 2 *Celtis* (Ulmacées), etc..., parmi un total de 38 genres de feuillus et 6 genres de Conifères. Tous ces genres, sauf le genre *Quercus*, n'existent plus qu'à l'état fossile dans la flore européenne.

J'ai relevé aussi au minimum 130 espèces d'affinités tropicales, arbres et arbustes en Floride dans le « Manual of the Southeastern Flora » de John Kunkel Small. Cela n'est pas étonnant en raison de la proximité des Antilles tropicales.

Quant à la flore fossile, tertiaire, on constate qu'elle s'étend jusqu'à l'Alaska (voir nos croquis des gîtes de *Liriodendron* et de *Magnolia* en Amérique du nord). Le doute pour nous n'est pas permis. L'Amérique du nord fut couverte au Tertiaire d'une flore laurasienne tropicale dont certains genres sont encore vivants en Asie subtropicale du sud-est (*Gleditsia*, *Nyssa*, *Gymnocladus*, *Cercis*, *Symplocos*, *Liriodendron*, etc...). Leopold & Mac Ginitie (1972) ont en particulier signalé la présence dans les Montagnes Rocheuses à la mi-Éocène d'une flore tropicale disparue à la mi-Oligocène [1], vraisemblablement à la suite d'un déplacement d'ensemble de la flore vers le sud. Wolfe (1969, 1975) a également reconnu la présence d'une flore tropicale paléogène en Amérique du nord jusqu'à l'Alaska.

Cette flore tropicale de l'Amérique du nord fut la part occidentale de la flore primitive laurasienne qui traversait la zone boréale d'une extrémité à l'autre de la Pangée, soit d'origine spécifiquement américaine, soit plus ou moins dérivée d'une migration de la flore européenne. Il est peu vraisemblable qu'elle puisse résulter d'un important apport tropical gondwanien sud-américain. Les deux sous-continents furent séparés jusqu'à l'Oligocène (26 M.A.) et leur connection ne fut pleinement établie qu'au Pliocène (5,7 M.A.). On conçoit cependant que des Angiospermes d'origine australe ayant migré de l'Antarctide à l'Amérique du sud aient pu à la faveur des Cordillères andines atteindre l'Amérique du nord.

L'histoire du peuplement végétal de l'Amérique du nord demeure très incertaine. Ceux qui ont étudié ce problème eurent le choix entre plusieurs possibilités de migrations : du nord, de l'est eurasiatique, ou encore de l'Amérique du sud. Raven & Axelrod (1974) précisent et proposent même des listes de familles qui purent faire partie de ces migrations : une première liste de 51 familles passées du sud au nord, à l'Éocène, comprenant notamment des familles d'origine australe, telles que Cunoniacées, Eléocarpacées, Protéacées, Wintéracées; une 2e liste de 55 familles dérivées de l'Eurasia; une 3e liste de 14 familles confinées dans les régions arides ou semi-arides, telles que celles qui comptent 68 genres endémiques dans les régions sèches du Mexique et les régions adjacentes du sud-ouest des U.S.A. (Rzedowski, 1962, 1973); une 4e liste de 29 familles qui proviendraient des secteurs septentrionaux de l'Amérique du nord. Parmi elles les Ericacées,

1. Parmi ces genres : *Engelhardtia, Bernoullia, Thouinia, Lindera.*

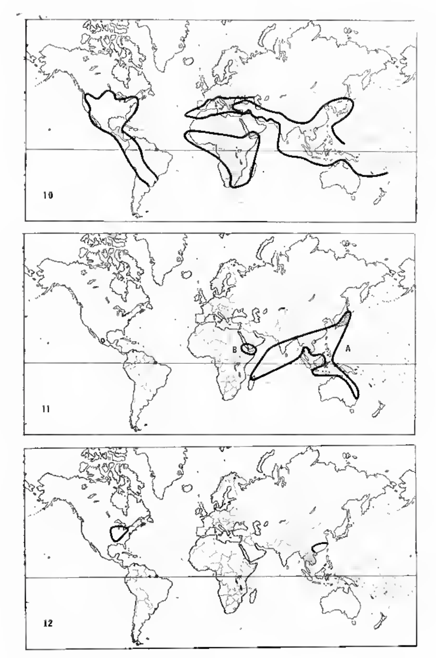
Fagacées, *Juglans*, Magnoliacées, etc.; une 5e liste de 11 familles également issues de l'Amérique du nord. Toutes ces migrations furent possibles en principe puisque des passages intercontinentaux sont admis par les géophysiciens à différentes époques des ères mésozoïque et cénozoïque. Il est probable aussi que ces flores tropicales d'origines diverses constituèrent un important centre d'évolution spécifiquement nord-américain (SIMPSON, 1951).

LA FLORE LAURASIENNE AMÉRICANO-EURASIATICO-MALÉSIENNE

La Laurasie fut au Tertiaire traversée par une bande de flore tropicale, joignant l'Amérique du nord, l'Europe, l'Eurasie, s'élargissant en Asie du sud-est et formant une poche équatoriale en Malésie. Il n'en reste plus que des vestiges, vivants ou fossiles. Nombreux sont les groupes, familles, genres qui y sont représentés par des aires reliques, plus ou moins étendues. En Amérique du nord, cette flore déborde sur les Antilles et l'Amérique centrale. En Europe et Eurasie il n'en subsiste pratiquement plus que des fossiles. En revanche les aires qui couvrent l'Est et le Sud-Est asiatique avec l'Indo-malésie sont toujours nettement développées, et même quelques-uns de ces groupes constituants très expansifs se répandent dans l'hémisphère sud sur le continent australo-papou, surtout en Nouvelle-Guinée. En revanche, au surplus, les aires asiatico-malésiennes, ont été enrichies d'apports australo-papous, comme nous le préciserons dans un chapitre spécial.

La caractéristique très remarquable de la distribution actuelle de ces familles asiatico-malésiennes est que leurs aires forment dans la zone tropicale et subtropicale et même équatoriale une apophyse évidente, qui contraste avec le vide de l'Asie centrale et de l'Europe où leur ancienne présence n'est plus attestée éventuellement que par des fossiles. La richesse floristique de ces aires orientales, l'archaïsme accentué de certaines de leurs espèces, a fait penser à juste titre à certains botanistes qu'ils étaient là devant le centre d'origine des Angiospermes. De là cette flore asiatico-malésienne aurait envahi, profitant de toutes les possibilités géographiques et écologiques, les espaces asiatiques, européens et même américains, en même temps que son exubérance l'engageait à envahir l'Australo-papouasie, en franchissant la ligne Wallace.

Cette conception du berceau asiatico-malésien des Angiospermes fut celle exposée par A. C. SMITH et par TAKHTAJAN. Ce centre de primitivité de « l'Assam à Fidji » (TAKHTAJAN, 1969) ne fut pas accepté par tous les botanistes, notamment par SCHUSTER, AXELROD, CRONQUIST. Pour eux et pour d'autres, cette région évidemment privilégiée comparativement à d'autres est simplement un centre de survivance de la flore ancienne. C'est aussi notre opinion et nous avons expliqué ce phénomène par la persistance d'un climat tropical, tandis qu'à l'Ouest, les changements climatiques vers le froid, consécutifs au déplacement de la Pangée vers le nord-est, entraî-



Pl. 4. — Aires de répartition : **10**, Celtis; **11**, Aphananthe (A) et Barbeya (B), Ulmacées; **12**, Gymnocladus (Césalpiniée).

naient des migrations vers le sud, et des extinctions pour non acclimatation (1974).

Pour nous, les Angiospermes tertiaires les plus anciennes sont apparues tout au long de la bande équatoriale laurasienne, probablement à des concentrations variant avec les circonstances écologiques et géographiques prévalant au Tertiaire, ou avec des héritages du Secondaire. La stabilité climatologique de l'Extrême-Orient suffit à expliquer le maintien sur place d'éléments parmi les plus archaïques.

L'examen de la distribution de nombreuses familles confirme cette théorie. La plus démonstrative étant celle des Magnoliacées déjà citée plus haut. Rarement des restes fossiles eurasiatiques permettent par la pensée de relier avec sûreté l'Extrême-Orient à l'Europe. Nous avons examiné plus loin le cas des *Meliosma* (Sabiacées). Le genre *Symplocos* est également démonstratif, avec son abondante flore fossile européenne du Pliocène à l'Éocène, et les déplacements des aires américaine et asiatique, vers l'Amérique du sud d'une part, vers l'Australasie d'autre part. Citons encore parmi beaucoup d'autres exemples les Schisandracées et Illiciacées.

En conclusion, peuvent être considérés avec certitude comme des vestiges de la flore tertiaire laurasienne, tous les groupes dont les aires actuelles englobent l'Indo-malésie. Ils sont nombreux. Citons typiquement le palmier de mangrove *Nypa* et le genre *Nyssa.*

Ces cas ne se distinguent de ceux étudiés à propos des Juglandacées que par la persistance prééminente des aires malésiennes à l'extrémité de la chaîne laurasienne primitive, tandis que les Juglandacées (à l'exception d'*Engelhardtia*) se sont tenues largement au nord de l'Océan Indien.

Sur la liaison des flores laurasiennes, au travers de l'Océan atlantique, de l'Europe à l'Amérique du nord, au-delà du fait indiscutable des affinités floristiques, l'explication est donnée par les géophysiciens modernes qui dans la Pangée permienne, soudent l'Amérique du nord à l'Europe et au Groenland jusqu'au Crétacé supérieur, 82 M.A. (Axelrod, Raven). Les plateformes européenne et américaine se seraient lentement éloignées jusqu'à l'Éocène supérieur, et des migrations directes de flores auraient été encore possibles jusqu'à 50 M.A.

Les flores modernes boréales de l'Amérique du nord à l'Asie orientale et à la Malésie ont leur individualité propre; cela résulte de leur évolution indépendante dans des territoires isolés géographiquement et écologiquement, mais il existe entre elles une homologie profonde dont l'explication réside dans des communautés lointaines d'origine et d'anciennes possibilités de migrations et d'échanges. Tout ceci s'exprime dans la notion d'une flore laurasienne. Celle-ci fut primitivement tropicale, puis partiellement évolua vers le type tempéré, évolution sur place en même temps que les masses continentales pangéennes — à l'exception de l'Indo-malésie — dérivaient vers le nord, et que simultanément d'autres parties de la flore primitive migraient vers le sud conservant leur type tropical.

La ressemblance de la flore tertiaire européenne avec la flore asiatico-malésienne (ses apports australo-papous mis à part) suggère immédiatement que ces flores furent autrefois reliées à travers l'Asie centrale. Entre elles

s'étend la Chine profonde avec ses hauts plateaux et les montagnes de l'Hindoukouch. Peu de fossiles sont signalés — à ma connaissance — dans ce centre asiatique marquant la liaison ancienne. J'ai pu en relever quelques-uns chez deux espèces de *Meliosma*. L'aire du genre *Quercus* d'autre part n'offre aucune véritable lacune entre les deux aires occidentale et orientale. Le genre *Berberis* grâce à son tempérament adapté aux régions arides s'étale largement dans le centre Asie, donnant l'image de ce que fut autrefois en Asie l'aire laurasienne eurasiatique. Les Schisandracées auraient aussi des fossiles en Europe.

Les voies de liaisons entre l'Ouest et l'Est de la flore eurasiatique furent peut-être doubles, l'une certaine au nord de l'Himalaya actuel par le plateau Thibétain, l'autre indécise, au contraire, au sud de l'Himalaya par le Pakistan et l'Iran. Les éléments manquent qui permettraient des certitudes, mais la liaison tertiaire demeure infiniment probable.

Nous avons choisi des exemples de la flore américano-eurasiatico-malésienne dans la flore ligneuse, de préférence arborescente, et non dans la flore herbacée. Nous partageons l'opinion de Schuster (1972), qui excluait de son argumentation sur les distributions des flores les groupes cosmopolites à spéciation et dissémination explosives telles que les Graminées, Orchidées, Composées, Arécacées, Cypéracées, pour lesquelles la dissémination à grande distance par les vents, les courants marins, les oiseaux, joue un rôle très important dans la propagation des espèces, et peut masquer les facteurs climatiques actuels et paléoclimatiques.

LE GENRE *MELIOSMA* (SABIACÉES)

Ce genre pantropical compte une centaine d'espèces distribuées en deux aires, l'une couvrant l'Amérique centrale, les Antilles et l'Amérique du sud tropicale (env. 40 esp.), la seconde s'étendant sur l'Asie du sud-est et la Malésie (60 esp.), depuis la Chine du sud-est et le Japon jusqu'à la Nouvelle-Guinée (1 esp.). L'Afrique, l'Asie occidentale, l'Australie sont totalement disjointes. Pour nous, l'inévitable jonction de ces aires laurasiennes dans les temps géologiques se fit dans la Pangée à travers l'Amérique du nord, l'Europe et l'Asie centrale. La preuve de la liaison ancienne est, dans le cas du genre *Meliosma*, heureusement apportée par des fossiles tertiaires. Elle est mise en évidence dans la révision du genre par C. F. Van Beusekom (1971). Les cartes de distribution des deux espèces *M. alba* et *M. veitchiorum* (Pl. 5, *13*) sont significatives. Les deux espèces sont répandues dans la Chine du sud, au nord de l'Indochine et de la Birmanie. La première a des fossiles pliocènes et miocènes en Europe centrale et d'autres miocènes au Caucase. La seconde a des fossiles plus nombreux, pliocènes en France, en Allemagne de l'Ouest et en Europe centrale, mais plus remarquablement encore de sfossiles miocènes et oligocènes en plein cœur de la Sibérie, au nord du Kazakh. Des restes des aires tertiaires de *Meliosma* de l'Europe à la Sibérie, en direction de la Chine du sud-est établissent donc la direction approximative de ces aires laurasiennes de l'Europe à la Chine.

LE GENRE *SYMPLOCOS*

Le seul genre formant la famille des Symplocacées occupe deux aires tropicales totalement disjointes. Une aire américaine touchant l'est des U.S.A. (*S. tinctoria*), l'Amérique centrale, les Antilles et le nord de l'Amérique du sud; au total 160 espèces. La seconde aire est typiquement est et sud-asiatique, Malésienne et Australo-papoue, soit 102 espèces. Total général 262 espèces.

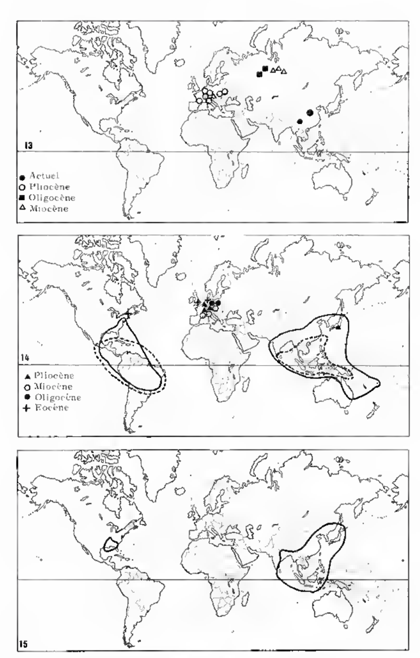
La Chine compte 28 esp. (4 endémiques), l'Indochine 32 (7 endémiques), Bornéo 26 (11 endémiques). Les *Symplocos* se sont étendus en Australie 6 esp. (4 endémiques), Nouvelle-Guinée 12 esp. (7 endémiques). Aucune espèce vivante n'a été signalée en Europe et en Afrique.

Cependant l'Europe fut au Tertiaire du domaine des *Symplocos* puisqu'on y a reconnu 22 fossiles entre le Pliocène et l'Éocène, en France et en Allemagne. Les seuls autres fossiles connus sont 3 fossiles pliocènes au Japon et 1 fossile éocène au nord-est des U.S.A. Au point de vue taxonomique, H. P. Nooteboom (1975) à qui nous empruntons ces informations a divisé le genre en deux sous-genres : subg. *Hopea* à graines droites les plus primitives, subg. *Symplocos* à graines incurvées. Le centre le plus primitif — dans l'état actuel de nos connaissances paléobotaniques — serait donc l'Europe.

L'explication de l'aire générale disjointe du genre *Symplocos* apparaît évidente à l'examen de la carte (Pl. 5, *14*). Dans la Pangée, l'aire était continue de l'Amérique à l'Eurasie. La migration de l'Europe à l'Amérique du nord s'effectua à l'Éocène. L'aire eurasienne persista jusqu'au Pliocène. La coupure paraît totale aujourd'hui entre l'aire fossile européenne et l'aire asiatique. Par quelle voie se faisait la jonction de l'aire européenne à l'aire asiatique? Par l'Asie centrale où aucun vestige n'a été signalé, ou par le sud de l'Himalaya? En faveur de cette dernière on peut noter que l'espèce asiatique la plus occidentale, *S. paniculata* a une aire himalayenne se terminant très à l'Ouest, au Nord du Kashmir. Elle est jalonnée vers l'Est, le Punjab, le Népal, le Bhutan puis l'Asam, par des stations de l'espèce à des altitudes de (600-) 1000-3000 m.

LA FAMILLE DES SCHISANDRACÉES

Cette petite famille laurasienne compte 2 genres, 47 espèces de lianes et d'arbrisseaux grimpants. Elle n'est représentée dans le sud-est des U.S.A. que par l'unique espèce *Schisandra glabra*. Toutes les autres sont originaires de l'Asie de l'est, du sud-est et de Malésie. Plusieurs fossiles sont signalés dans le Tertiaire européen. La famille était répandue suivant la ligne classique suivie par de nombreuses Angiospermes actuellement distribuées en Asie-Malésie, et en Amérique, en passant par l'Europe où elles n'ont laissé que des traces fossiles, avec disjonction de l'Afrique.



Pl. 5. — Aires de répartition : **13, Meliosma veitchiorum** (Sabiacées) d'après GOODE & VAN BEUSEKOM; **14, Symplocos** subg. **Hopea** (trait plein); subg. **Symplocos** (tirets); fossiles subg. **Hopea** d'après NOOTEBOOM (1975); **15, Schisandracées** d'après HUTCHINSON.

LA FAMILLE DES ILLICIACÉES

Un seul genre de petits arbres et d'arbustes, *Illicium*, comptant une vingtaine d'espèces, dont une en Floride et aux Antilles, les autres en Asie de l'Est et du SE. Cas de distribution simple et commun d'un petit genre laurasien, sans fossiles européens signalés (Pl. 6, *16*).

LE GENRE *ALANGIUM* (ALANGIACÉES)

On attribue à ce genre de 30 à 35 espèces. Leur centre de distribution est l'Indo-malésie, avec 7 espèces présentes en Indochine, 6 en Chine, 8 à Sumatra, 8 à Bornéo, 7 à Java. Vers les limites nord et sud de l'aire, la concentration s'atténue avec 2 espèces au Japon, 1 en Australie orientale, 1 en Nouvelle-Calédonie (VAN STEENIS & VAN BALGOOY, 1966).

Le genre reparaît en Afrique, dispersé entre 1 esp. présente au Cameroun et dans les îles proches, 1 à l'est du Zaïre, 1 aux Comores et 1 à Madagascar.

L'origine du genre est selon toute vraisemblance laurasienne, comme le montre sa prépondérance sino-indo-malésienne s'opposant à ses minces développements extérieurs australien et mélanésien. La dissémination africano-malgache de 3 espèces correspond à un rameau détaché du centre primitif eurasiatique.

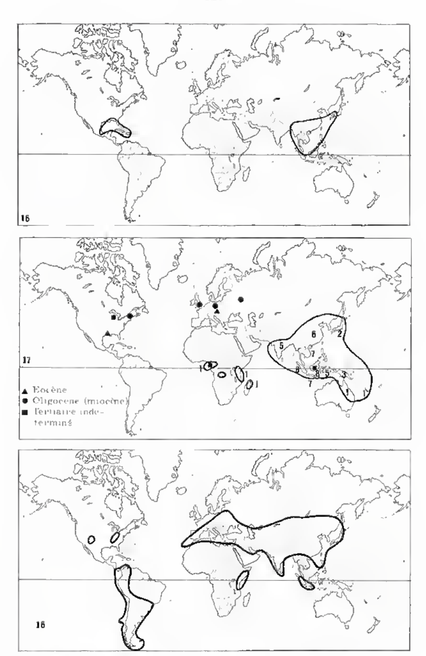
La preuve de l'existence de ce dernier est apportée par REITSMA (1970) (Pl. 6, *17*) lequel situe des pollens fossiles d'*Alangium* en Angleterre, en Europe centrale et en Russie. Le centre primitif de la famille est ainsi jalonné de l'Europe à l'Indo-sino-malésie.

REITSMA reconnaît aussi des pollens fossiles en Amérique du nord, au sud du fleuve St-Laurent et vers l'embouchure du Mississipi, ce qui confirme la primitivité laurasienne du genre.

LE GENRE *BERBERIS* (BERBÉRIDACÉES)

Le genre *Berberis* est un excellent exemple d'un genre de la flore laurasienne, couvrant d'une vaste aire continue l'Europe et l'Asie, mais à qui sa biologie spéciale adaptée aux secteurs arides fait éviter les régions de forêt humide (Amazonie, Indo-malésie, Afrique centrale guinéo-congolaise).

Suivant la minutieuse révision taxonomique de AHRENDT entreprise patiemment de 1931 à 1956 (3e édition 1961) et la 3e édition de « The Geography of the Flowering Plants » de GOOD (1964), nous notons que ce genre d'arbrisseaux épineux de bioclimats arides, le plus souvent en haute montagne, compte environ 500 espèces. Le genre très proche *Mahonia* réunit en outre 110 espèces. *Berberis* que l'on peut estimer géographiquement bien déterminé nous intéresse particulièrement parce qu'il couvre des pays cli-



Pl. 6. — Aires de répartition : **16, Illicium** d'après HUTCHINSON; **17, Alangium** d'après REITSMA (1970) (les chiffres indiquent le nombre d'espèces par territoires); **18, Berberis** (Berbéridacées).

matiquement très divers. En Europe et Asie son aire est continue, depuis l'Europe occidentale jusqu'au Japon, depuis les collines méditerranéennes au sol sec jusqu'aux steppes iraniennes, aux plus hauts plateaux et montagnes de l'Asie centrale, puis à la Chine. Une extraordinaire densité de concentration spécifique s'observe dans l'Himalaya (Népal, Sikkim, Bhutan), au Yunnan, au Tibet, Szechuan, Sinkiang, c'est-à-dire que là, en Asie centrale, où s'observe généralement une discontinuité entre la flore européenne et ouest-asiatique d'une part et la flore sino-indo-malésienne d'autre part, *Berberis* au contraire prolifère et marque d'une manière vivante sur le sol, l'emprise de la flore ancienne eurasiatique. Malheureusement aucune étude des fossiles tertiaires de *Berberis* n'existe, à ma connaissance, qui permettrait de matérialiser avec sûreté les limites de cette flore eurasiatique tertiaire.

L'aire du genre *Berberis* (Pl. 6, *18*) déborde vers les régions tropicales avec un petit nombre d'espèces, dans le sud de l'Inde, Java-Sumatra (1 esp.), les îles Philippines (1 esp.), l'Indo-malésie étant donc dépourvue de *Berberis* sauf ces peu nombreuses exceptions.

Non moins curieuse est une divagation du genre vers l'Afrique du nord-est. 2-3 espèces évidemment issues de l'Arabie se sont installées dans les fourrés des hautes montagnes du Kenya et de Tanzanie, prouvant comment une flore originaire de l'Asie antérieure a pu former en Afrique orientale des bandes aréales parallèles à l'Océan Indien, épousant le relief des hautes montagnes de l'Afrique orientale. Les *Berberis* n'ont pas dépassé la Tanzanie vers le sud, mais l'indication d'une possibilité du passage de l'Asie à l'Afrique est donnée. Le continent africain est autrement dépourvu de *Berberis* à l'exception d'une étroite frange méditerranéenne.

Insistons également sur l'étrangeté du comportement de ce genre, incontestablement de l'hémisphère nord, qui en dépit du déplacement général des flores initiales laurasiennes vers le sud-ouest, a conservé sensiblement sa place dans une longue zone tempérée. Il faut expliquer cette résistance à l'incitation bioclimatique par une exceptionnelle affinité pour les zones sèches de haute altitude et par l'inaptitude à concurrencer la flore chaude et humide qui est celle de l'Indo-malésie. Cette flore, comme le Sahara mais pour des raisons apparemment divergentes a priori, a été un obstacle à la pénétration du genre *Berberis* dans l'hémisphère austral.

Tout autre fut l'extension des *Berberis* en Amérique. En Amérique du nord, Ahrendt puis Good, signalent deux petites aires isolées aux U.S.A., dont le *B. canadensis* dans l'est. D'autres auteurs signalent des disjonctions considérables d'autres genres de Berbéridacées aux U.S.A. par exemple : *Diphylleia* (1 esp. dans l'Est U.S.A. et 1 autre esp. au Japon); *Rodophyllum* (1 esp. aux U.S.A., 4 esp. en Asie), *Caulophyllum* (1 esp. aux U.S.A., 1 esp. en Asie E). Cela est assez déconcertant. Toutes ces espèces furent certainement issues de la flore tertiaire européo-américaine, lorsque dans la Pangée, l'Amérique du nord était soudée à l'Europe.

Le genre *Berberis* découvre à nouveau son étrange individualité en Amérique du sud. Il reparaît en Amérique centrale, au Costa Rica puis multiplie ses espèces dans les Andes équatoriales, de la Colombie et du Vénézuela, où existe un second centre de concentration du genre. Enfin,

en suivant la chaîne des Andes, il atteint l'extrémité même du continent, au Cap Horn et aux îles Falkland. L'altitude andine a compensé pour lui le climat tropical, mais il n'a pas pénétré à basse altitude dans les forêts guyanaises et amazoniennes. AHRENDT signale toutefois sa présence dans le sud du Brésil et en République Argentine, dans les montagnes.

LE GENRE *PRUNUS* (ROSACÉES), SOUS-GENRE *LAUROCERASUS*

Le ‘ laurier-cerise ’, *Prunus laurocerasus*, est originaire des pays qui entourent la mer Noire. Son aire couvre les Balkans, la Turquie septentrionale, le Caucase et le nord de l'Iran. Une deuxième espèce atlantique, s'étend du sud du Portugal aux îles atlantiques, *P. lusitanica*. Les aires principales du sous-genre commencent, loin de ces aires isolées au climat tempéré, en pays tropical et subtropical. Le sous-genre a été découpé par son monographe C. KALKMAN (1966) en 3 sections, dont 2 concentrées dans l'Est asiatique et la Malésie, sect. *Laurocerasus* et sect. *Mesopygeum*. La première compte 14 espèces, la seconde 34. Une seule espèce touche la pointe NE de l'Australie. Ce sont donc nettement des sections laurasiennes. Les espèces de la section *Laurocerasus* sont remarquablement nombreuses dans le sud de la Chine, l'Indochine et sont prolongées par 2 autres au Japon. La seconde section est plus nettement malésienne avec des concentrations marquées en Nouvelle-Guinée, à Bornéo, aux Philippines, à Sumatra et en Malésie.

En Afrique, on ne connaît plus que deux espèces, l'une à aire très étendue, du Soudan à l'Afrique du Sud, Madagascar incluse : *Prunus africana* (= *Pygeum africanum*); une seconde occupe une petite aire localisée au NE du Zaïre, *P. crassifolia*. Toutes deux sont du groupe *Laurocerasus*.

Ainsi l'Afrique est pratiquement disjointe entre un fort groupe Est asiatico-malésien de 44 espéces, et la 3e section, américaine, comptant 27 espéces, avec entre eux un vide que comblent très imparfaitement 2 espèces tempérées européennes et 1-2 espéces tropicales africaines.

Ce schéma phytogéographique permet de reconstituer l'histoire de l'origine et des migrations du sous-genre (Pl. 7, *19*). Origine laurasienne est-asiatique et malésienne, dans une aire stabilisée depuis les temps les plus anciens, une branche européenne et ouest-asiatique, coupée et réduite aujourd'hui à 2 espèces isolées. *Prunus africana* très largement répandu presque dans toute l'Afrique continentale est probablement venu du nord-est divergeant d'une branche asiatique totalement disparue.

Le groupe américain est issu d'un autre centre nord-américain.

Les deux espèces tempérées, *lusitanica* et *laurocerasus*, jalonnent la trace de l'ancienne formation tropicale qui s'étendait depuis le nord de la Méditerranée à travers le centre de l'Asie, rejoignant l'aire générale actuelle des *Prunus* subgen. *Laurocerasus* chinois et est-asiatiques.

LE GENRE *NYSSA*

L'aire moderne du genre *Nyssa* (Pl. 7, *20*) est réduite à 2 petites aires, l'une américaine à 4 espèces, dans le SE des U.S.A., l'autre à 2 espèces du sud de la Chine à la Malésie (Sumatra, Java, Bornéo). Au contraire, l'aire tertiaire du genre s'est étendue considérablement dans l'hémisphère nord. On connaît de nombreux bons fossiles dans toute l'Europe, la Sibérie et le Japon, de l'Éocène au Pliocène. Des pollens plio-pleistocène ont été récoltés dans le sud de la France. L'aire fut continue au Tertiaire et le genre est bien représentatif de la flore américano-eurasiatico-malésienne ancienne. Il n'a subsisté que sous des climats tempérés chauds (U.S.A.) ou tropicaux (Chine SE, Malésie).

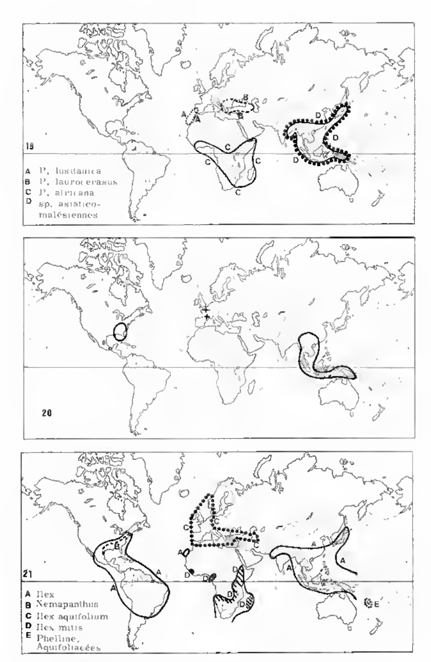
A côté du genre *Nyssa* se place le genre unispécifique *Camptotheca* du Thibet.

LE GENRE *ILEX*

Le genre *Ilex* (Pl. 7, *21*) de la petite famille des Aquifoliacées (2 genres) est extrêmement répandu dans toutes les régions tropicales. Sa distribution est curieuse. Son principal centre de concentration des espèces est l'Amérique du sud et les Antilles, où l'on compterait 355 espèces. Dans l'Est des U.S.A. il y en aurait 15. Le genre occupe une aire très étendue en Asie du SE, (Chine, Indochine, Japon), et en Malésie avec au moins une vingtaine d'espèces. Une vingtaine existent aussi dans l'Inde. Quelques espèces ont émigré en Nouvelle-Guinée, aux Iles Carolines et même à Hawaii. C'est en Europe que sa présence est extraordinaire, avec une seule espèce *Ilex aquifolium*, le houx commun répandu de la Norvège et de l'Angleterre à la Méditerranée et à la mer Caspienne. Aux Iles Canaries on trouve 2 autres espèces. En Afrique continentale, il n'y a qu'une espèce, *I. mitis*, répandue dans toute l'Afrique australe et orientale ainsi qu'à Madagascar, mais elle est absente de l'Afrique centrale et occidentale, à l'exception des montagnes du Cameroun.

Le genre est laurasien en dépit de sa haute concentration en Amérique du sud. L'espèce européenne de houx très isolée est une survivance tertiaire, une adaptation à un climat tempéré. L'espèce africaine *I. mitis* également isolée, pourrait être rattachée au groupe d'espèces asiatico-malésiennes. Il convient d'observer aussi que dans l'Inde, les *Ilex* ont une aire sud-himalayenne qui se prolonge jusqu'au Pakistan; elle est alors très proche de l'extrémité de l'aire européenne d'*I. aquifolium* laquelle dépasse vers l'Est la mer Caspienne. Seules des études paléopolliniques permettraient peut-être de résoudre ce problème.

Le genre étant laurasien, il est curieux de constater sa remarquable extension dans le domaine gondwanien de l'Amérique du sud et de l'Afrique (*I. mitis*). Nous trouvons là un nouvel argument prouvant la descente vers les actuelles régions tropicales de l'ancienne flore laurasienne tropicale « fuyant » les climats devenus tempérés froids.



Pl. 7. — Aires de répartition : **19, Prunus** subg. **Laurocerasus** dans l'Ancien Monde d'après KALKMAN; **20, Nyssa** (+ fossiles); **21, Aquifoliacées, Phellinacées.**

LA FLORE SAHARIENNE TERTIAIRE

Le Sahara, le plus grand désert du monde, est un désert jeune, si on observe que sa pauvre flore vivante ne contient que de très rares formes typiques de plantes désertiques comme il en existe dans d'autres déserts en Amérique et en Australie par exemple. On estime parfois que la désertification n'aurait atteint son stade actuel que depuis 3 ou 4000 ans.

Au Mésozoïque les Gymnospermes étaient abondantes, si l'on en juge d'après les nombreux fossiles. Au Cénozoïque, les Gymnospermes ont disparu, mais le Sahara fut couvert par des formations forestières tropicales semblables à celles qui existent aujourd'hui en Afrique tropicale. Les vestiges de cette flore sont nombreux, surtout des bois silicifiés. Nous avons, dans un article publié dans *Adansonia* (1970) fait le point de tous les nombreux travaux publiés sur la flore tropicale tertiaire du Sahara. Les rapprochements avec la flore soudano-guinéo-congolaise, humide ou sèche, montrent avec évidence qu'il s'agissait d'une flore gondwanienne tropicale. Dans une étude sur les flores africaines (1975 a), nous avons émis l'hypothèse que la flore sèche actuelle des savanes et forêts claires, sahéliennes et soudanaises, qui traversent de part en part l'Afrique occidentale de l'Ouest à l'Est, du Sénégal au Nil, étaient un vestige d'une flore tertiaire qui avait migré depuis l'Afrique du nord vers les actuelles latitudes équatoriales, suivant le mouvement général des flores vers le sud. Une flore sèche tropicale gondwanienne s'étendit d'abord sur toute l'Afrique continentale du nord au sud. Puis en rapport avec la position « descendante » de l'équateur, une flore semblable à la flore actuelle guinéo-congolaise s'établit en Afrique du nord et au Sahara. Enfin migrant vers le sud, elle « balaya » le Sahara, détruisant d'une part sur son passage une partie de la flore sèche préexistante et d'autre part entraînant avec elle une autre partie de cette dernière, capable d'adaptation à des conditions humides. Cela explique la curieuse similitude actuelle entre des espèces de la flore sèche soudano-guinéenne et des espèces de la forêt dense guinéo-congolaise. Il ne devait rester au Sahara que des vestiges de ces flores qui disparurent plus tard au cours de la période d'aridité qui créa l'actuel Sahara.

La Mésogée fut une limite entre la flore tropicale laurasienne européenne et la flore tropicale gondwanienne africaine, limite qui s'accentua avec l'aridification du Sahara, tandis que le berceau de la flore gondwanienne africaine se déplaçait vers l'actuelle forêt guinéo-congolaise de l'Afrique centrale. Les études sur les bois silicifiés (Louvet, Koeniguer, Boureau) prouvent qu'une flore du type tropical humide se trouvait sur les bords de la Mésogée, comportant aussi des mangroves à *Sonneratia* en Lybie (Louvet) et qu'à l'intérieur du Sahara il y eut des mélanges de flore sèche des savanes et de forêt dense. Rappelons ici que nous avons émis l'opinion que la flore actuelle de la forêt dense humide était partiellement dérivée de la flore sèche qui l'avait précédée en Afrique, nous raillant du point de vue évolutif à une opinion déjà émise par Stebbins (1950) selon laquelle

des taxons de forêt humide peuvent être dérivés d'autres adaptés à des conditions écologiques sèches. Des variations ultérieures des conditions climatiques du Sahara entraînèrent encore d'autres déplacements de flores. D'après Van Campo (1964) les montagnes du Hoggar connurent à la fin du Tertiaire dans une période humide une flore eurasiatique, donc laurasienne, caractérisée par des pollens de Juglandacées, Ulmacées, Bétulacées, *Æsculus*, *Tilia*, *Platanus*, *Taxus*.

Boureau a signalé (1949) la présence d'un *Quercoxylon* dans le Sahara occidental qui prouve la vraisemblance d'intrusions de la flore laurasienne européenne sur le bord africain de la Mésogée à diverses périodes. Au Paléocène (65 M.A.) l'Afrique aurait été reliée à l'Europe par l'Espagne. A l'Est de la Mésogée il y eut également, des possibilités de passage via le Moyen-Orient. Salam Sayadi (1974) a reconnu des bois fossiles du Miocène au sud de la Turquie appartenant à une flore subtropicale de type gondwanien.

Il existe encore aujourd'hui au Sahara des vestiges en voie d'extinction d'une flore méditerranéenne : *Cupressus dupreziana*, *Erica arborea*, *Olea laperrini*. Dans les paléosols on retrouve des traces de l'actuelle flore méditerranéenne : *Tilia*, *Juglans*, *Quercus*, *Celtis*, *Acer*, *Juniperus*, *Cedrus*, etc.

L'histoire compliquée de la flore saharienne est loin d'être achevée. Le Sahara connut vraisemblablement même à des époques récentes de grandes variations climatiques, favorisant tantôt la flore eurasiatique, tantôt la flore gondwanienne africaine.

La présence en abondance d'un *Bombacoxylon* (= *Dombeyoxylon*) dans tout le Sahara depuis la Mauritanie, l'Algérie, la Lybie, l'Égypte et la Somalie mérite une considération particulière. Le genre *Bombax* est laurasien, de centre d'origine indo-malésien (Pl. 8, *22*). Il a été reconnu dans les fossiles tertiaires d'Europe. La liaison eurasiatique est vraisemblable. Actuellement ce genre n'est représenté que par deux espèces africaines, l'une dans les savanes de l'Afrique occidentale, la seconde (décidue) en forêt dense humide guinéo-congolaise. La filiation de ces deux *Bombax* africains avec les *Bombax* tertiaires européens paraît prouvée par les nombreux bois fossiles sahariens de *Bombacoxylon*. C'est un exemple de pénétration de la flore eurasiatique dans la flore africaine tropicale actuelle, par le Sahara, donc de la flore laurasienne dans la flore gondwanienne.

L'aridification du Sahara a motivé des essais d'explication qui n'emportent pas la conviction, de même que la cause des périodes glaciaires en Europe n'a pas encore reçu — à ma connaissance — une explication satisfaisante.

Raven & Axelrod (1974) expliquent l'appauvrissement de la flore africaine depuis le Néogène par l'élévation de l'altitude de l'Afrique orientale, 2400 m depuis le Miocène, qui aurait apporté un climat plus froid et plus sec, et par l'extension de la glaciation antarctique depuis le Miocène inférieur. Au Pliocène (5 M.A.) la banquise de la mer de Ross s'étendait à 200-300 miles plus loin que la couche de glace actuelle (Hayes, 1973). Aujourd'hui, cette couche glacée est épaisse de 180 m environ, alors qu'au Pliocène elle aurait été de 300 à 600 m. Un résultat fut le développement du courant de Benguela qui rafraîchit les côtes de l'Afrique du Sud-Ouest.

DES MIGRATIONS DE LA FLORE LAURASIENNE DANS LE GONDWANA ET PARTICULIÈREMENT À MADAGASCAR

La flore laurasienne et la flore gondwanienne sont séparées par la Mésogée. Celle-ci fut vraisemblablement franchissable à différentes époques géologiques, ce qui explique l'immixtion de certains éléments laurasiens tropicaux dans la flore gondwanienne. Nous avons cité plus haut l'exemple du genre *Bombax* de la famille tropicale des Bombacacées.

La plupart des genres tropicaux fossiles de l'Europe ont leurs correspondants africains. La migration du genre indo-malésien *Bombax* s'établit non pas directement de l'Indo-malésie à l'Afrique du nord-ouest, mais par l'intermédiaire de l'Europe, à travers la Mésogée.

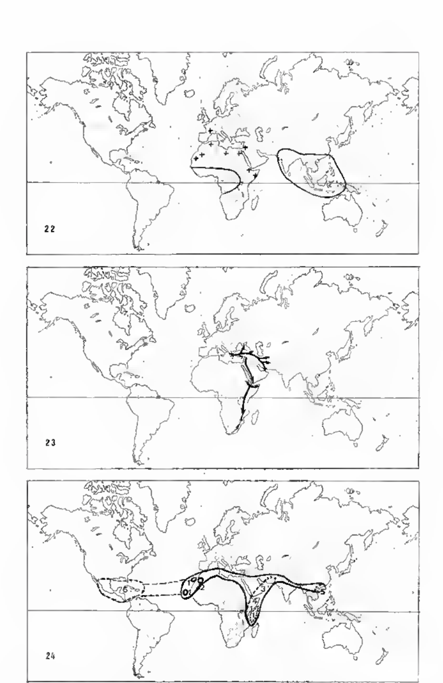
La généralisation est vraisemblable. Les genres laurasiens présents en Afrique dérivérent de l'Europe, empruntant d'éventuelles ouvertures de la Mésogée. Une autre voie terrestre de migration (Pl. 8, *23*) est probable, proposée par Kerfoot (1971-1975) qui, selon lui, aurait été empruntée encore par l'espèce moderne *Juniperus excelsa*, reliant l'Asie mineure à l'Éthiopie par les montagnes de la rive Est de la Mer Rouge à travers l'Arabie séoudite. Des communications existèrent entre l'Asie mineure, le Moyen Orient et l'Afrique orientale, Madagascar, c'est-à-dire aussi entre l'Europe du sud-est et l'Afrique du nord-est, transferts de flores évitant les voies arides du Sahara.

La présence de genres malésiens à Madagascar ne peut s'expliquer que par des migrations d'éléments laurasiens du Moyen-Orient à l'Afrique orientale, rendues d'autant plus vraisemblables que Madagascar, partie du continent africain, occupait au début du Tertiaire une position beaucoup plus septentrionale, vers la pointe somalienne de l'Afrique (Aubréville, 1975 d) avant sa dérive vers le sud.

Il n'est pas impossible que par les mêmes voies des éléments de la flore gondwanienne pénétrèrent en Laurasie. Nous avons beaucoup hésité sur le cas des *Erica* (Aubréville, 1975 a) méditerranéens, sahariens, et européens dont la prolifération en Afrique capienne nous a paru être un indice probable d'une origine australe, donc gondwanienne. Il demeure néanmoins un cas mystérieux.

LE PHYLUM DES SIDÉROXYLÉES (SAPOTACÉES)

Nous avons déjà eu l'occasion de signaler la curieuse distribution du genre *Sideroxylon* et plus généralement du phylum des Sidéroxylées (Aubréville, 1964 b) qui comprend 6 genres tropicaux depuis l'Amérique centrale (*Mastichodendron*) jusqu'au sud de la Chine (*Sinosideroxylon*). Le genre *Sideroxylon* lui-même nous paraît d'origine malgache et le berceau de ses ancêtres se situe dans la position la plus nordique de l'île



Pl. 8. — Aires de répartition : **22, Bombax** (+ fossiles); **23,** voies de migrations probables de **Juniperus excelsa** et de **Widdringtonia sp.** d'après KERFOOT (1975); **24,** aire mésogéenne presumée du phylum des **Sidéroxylées** avant le commencement du démembrement de la Pangée (180 M.A.), et position hypothétique de Madagascar; aires actuelles des genres : 1, *Sideroxylon;* 2, *Argania;* 3, *Monotheca;* 4, *Spiniluma;* 5, *Sinosideroxylon;* 6, *Mastichodendron* (d'après Sapotacées, Mém. Adansonia, 1964).

de Madagascar dans le golfe somalo-kényen. On retrouve aujourd'hui des *Sideroxylon* dans les îles nord-atlantique (Iles du Cap Vert, Madère). Un *Argania*, du sud marocain semble être un fossile vivant de Sidéroxylée. Enfin dans l'Afrique du nord-est, on trouve un *Spiniluma* très proche de *Sideroxylon*. Le genre *Monotheca* des steppes de l'Arabie et du Pakistan peut être considéré comme un genre très évolué du phylum des Sidéroxylées. Beaucoup plus loin, dans la Chine du sud et au nord du Viêt-Nam, se place le genre *Sinosideroxylon* (proche du *Mastichodendron* américain, à l'extrémité opposée de la chaîne des Sidéroxylées).

Si nous englobons toutes ces aires dans une seule, nous avons l'image actuelle de l'ensemble du phylum (Pl. 8, *24*). Il est curieux de constater sa distribution en Afrique tropicale et subtropicale où il contourne le continent africain, de l'Afrique du nord à l'Afrique orientale. Pour relier l'aire du genre *Monotheca* à celle du genre chinois et vietnamien, il semble possible d'extrapoler, faute de fossiles, en faisant passer l'aire du phylum au sud de l'actuel Himalaya. Cette aire exceptionnelle de la tribu a un caractére mésogéen presque évident.

LE PHYLUM DES BUMÉLIÉES (SAPOTACÉES)

Les Buméliées proches des Sidéroxylées, dans la sous-famille des Sidéroxyloïdées sont nettement américaines. Le genre *Bumelia* (33 esp.) est écologiquement, dans l'état actuel de nos connaissances, le plus proche de la zone tempérée nord de toutes les Sapotacées, lesquelles sont parmi les plantes les plus caractéristiques des régions tropicales. En Amérique les *Bumelia* se rencontrent dans le Sud-Est des U.S.A. (Texas, Floride). Une espèce, *B. obtusifolia*, divisée en plusieurs formes, se répand depuis le nord du Mexique jusque dans le nord de la République Argentine, en suivant la côte atlantique du Brésil, évitant les formations humides. Une espèce encore douteuse de *Bumelia* (Aubréville, 1963) est signalée dans le delta du Mékong.

Entre ces aires extrêmes, des *Bumelia* fossiles sont signalés dans la flore tertiaire française (Massif du Mont Dore, Brun A., 1971).

LES FLORES GONDWANIENNES

La flore gondwanienne est née et s'est développée dans le Gondwana avant la dislocation des continents adjacents à l'Afrique. L'Océan atlantique sud se serait ouvert au Crétacé inférieur (Néocomien 127-130 M.A.), mais la séparation de l'Amérique du sud de l'Afrique n'aurait été bien établie qu'entre 100 et 50 M.A. Les échanges de flore gondwanienne purent donc se faire jusqu'à l'Éocène inférieur, au travers de la fissure atlantique, entre

le continent africain et le sous-continent de l'Amérique du sud[1]. Ce dernier est demeuré séparé de l'Amérique du nord jusqu'à l'Oligocène (26 M.A.) et ce n'est qu'au Pliocène (5,7 M.A.) que la connection fut pleinement établie. Ainsi durant tout le Jurassique jusqu'à l'Éocène inférieur, les flores gondwaniennes d'Angiospermes purent évoluer, indépendamment, peut-être parallèlement, et s'interpénétrer de l'Afrique à l'Amérique du sud, à des latitudes équivalentes. La flore d'Angiospermes du nord de l'Afrique, en raison de son plus ancien rapprochement de l'équateur et de la Mésogée, fut logiquement la plus primitive. Elle franchit le Sahara puis tout le continent à mesure que les conditions climatiques le permettaient. Elle prit un grand développement lorsqu'elle s'approcha de sa position actuelle centrafricaine (forêt dense guinéo-congolaise), favorisée sans doute par le régime de la mousson atlantique après la pleine ouverture de l'Océan atlantique.

Une flore du Gondwana Est prit naissance sur les continents austraux avant qu'ils se détachent franchement de l'Afrique continentale. Une flore australo-papoue apparut alors en Australasie, distincte de la flore africaine, et peut-être aussi de celle de l'Antarctide.

Une flore australasienne envahit le Gondwana sud avant la dérive des deux continents austraux vers l'Est. Elle est à l'origine de la flore capienne africaine.

Au Paléocène (60-65 M.A.). des migrations de flores australes vers l'Amérique du sud furent encore possibles par les régions côtières tempérées ou chaudes de l'Antarctide.

L'Inde se détacha du continent africain au Crétacé supérieur (70-75 M.A.) en route vers l'Asie du sud, soulevant par sa poussée l'Himalaya et apportant des éléments gondwaniens à la flore asiatique.

Toutes les flores africaines sont gondwaniennes à l'exception de celles qui migrèrent de la Laurasie, franchissant la Mésogée, en se mêlant à une flore nord-africaine gondwanienne d'origine, ou encore de celles qui débordèrent du Proche et du Moyen-Orient vers l'Afrique orientale et Madagascar.

DISTRIBUTION ET MIGRATIONS DE LA FAMILLE DES CÉSALPINIOIDÉES DANS LE MONDE

La famille des Césalpinioïdées de l'ordre des Légumineuses[2], par son importance en genres et espèces, nous paraît être une des plus caractéristiques de la flore gondwanienne africaine. A titre d'exemple nous l'étudierons plus spécialement. Elle compte d'aprés notre dernier relevé 178 genres groupés en 10 tribus. Ni l'inventaire, ni le groupement par tribus ne sont

1. Jardiné, Doerenkamp & Biens (1974), ont signalé notamment l'existence d'un pollen caractéristique du Crétacé inférieur afro-sudaméricain, *Dicheiropollis etruscus*.
2. « Les barons tout puissants du Royaume : les Légumineuses », écrit L. Bernardi dans « Fleurs tropicales » (1966).

définitifs; les opinions des botanistes systématiciens différent encore. La famille est presque exclusivement intertropicale (Pl. 9,*25*); elle est une composante dominante des forêts équatoriales humides lesquelles ne sont pas encore parfaitement connues; d'où certains doutes encore persistants de la classification. Cependant sa connaissance est assez avancée pour mettre en valeur des faits remarquables de sa distribution dans le Monde tropical, et pour proposer certaines explications qui renforceront encore notre hypothése sur l'origine polytopique des Angiospermes (AUBRÉVILLE, 1974c).

Pour permettre commodément une vue d'ensemble de la distribution de cette grande famille, nous avons présenté des tableaux oú sont inscrits dans un ordre alphabètique, par tribus, en colonne, tous les genres habituellement admis, sans aucune préoccupation phylétique — nous n'en sommes malheureusement pas encore là. Les listes de genres sont en outre réparties par grandes régions géographiques (phytogéographiques) du Globe : Amèrique du Nord, oú ont trouvé refuge aux U.S.A. des relictes, adaptées aux climats tempérés (Césalpiniées), de quelques genres tropicaux dans la migration générale vers le sud de la flore tropicale boréale primitive; Amérique du sud, Amérique centrale et Antilles couvertes par la flore tropicale; Europe, Méditerranée et Moyen-Orient où persistent aussi quelques reliques tropicales adaptées aux climats tempérés; Afrique divisée un peu arbitrairement en Afrique occidentale et centrale, Afrique orientale, Afrique du sud, aux limites indécises; Madagascar qui par ses attaches profondes avec l'Afrique continentale et d'autre part de très anciennes relations avec le monde des Océans Indien et Pacifique mérite d'être considérée à part en dépit de ses petites dimensions relatives; Inde, Asie du Sud-Est y compris le sud de la Chine; Malésie (Péninsule malaise et archipel malais); Chine proprement dite; Océanie (Australo-papouasie et Polynésie).

Un simple coup d'œil montre qu'il y a des différences énormes dans les concentrations des Césalpinioïdées entre ces différentes régions. Une haute densité de genres apparaît immédiatement en Amérique du Sud et en Afrique, formée surtout par les tribus des Césalpiniées (surtout en Amérique du sud), des Cynomètrées et des Amherstiées. L'Afrique compte 70 genres de ces tribus, l'Amérique 40 genres, nombres comprenant quelques genres communs aux deux continents, soit plus de 60 % du total des 3 plus grandes tribus.

La famille des Césalpinioïdées s'évanouit á mesure que l'on s'approche de l'Asie-Malésie. Seuls les genres *Cæsalpinia, Intsia* (confiné aux secteurs maritimes) et la Cynométrée *Maniltoa* atteignent la Polynésie. Dans l'aire de l'Asie du sud-est et en Malésie, les Césalpinioïdées sont peu nombreuses. Ce type de répartition de la famille est trés différent de celui que l'on observe chez de trés nombreuses familles tropicales oú il existe au contraire une forte concentration de genres primitifs dans cette partie du monde de l'ancienne Laurasie.

Remarquons aussi dans ces tableaux, l'abondance moins accusée toutefois que dans les tribus ci-dessus, des Dimorphandrées en Afrique, ainsi que des Swartziées en Amérique du sud. Cercées (Bauhiniées) et

Cassiées sont abondantes partout. Amphimantées en Afrique et Kramériées[1] en Amérique du sud sont unigénériques.

Remarquons encore l'existence d'un certain nombre de genres (en italiques) bi- ou amphi-continentaux, signes des liaisons anciennes intercontinentales.

Genres Amérique-Afrique		Genres pantropicaux		Genres Amérique du Nord-Chine	
Parkinsonia	Césalpiniées	*Cæsalpinia*	Césalpiniées	*Gymnocladus*	Césalpiniées
Hæmatoxylon	Césalpiniées	*Peltophorum*	Césalpiniées	*Gleditsia*	Césalpiniées
Hoffmanseggia	Césalpiniées				
Swartzia	Swartziées				
Guibourtia	Cynométrées	*Copaifera*	Cynométrées		
Crudia	Cynométrées	*Cynometra*	Cynométrées	Genres	
		Cassia	Cassiées	Afrique-Asie-Malésie	
		Dialium	Cassiées		
Genres		*Bauhinia* (s. l.)	Bauhiniées	*Pterolobium*	Césalpiniées
Amérique-Europe				*Sindora*	Cynométrées
Cercis	Bauhiniées			*Erythrophleum*	Dimorphandrées

Il est vaisemblable qu'une systématique plus avancée permettrait d'établir de continent à continent, des affinités entre d'autres genres dont il faudrait tenir compte dans une étude détaillée de l'évolution et des migrations des tribus.

Il est important d'observer qu'à l'exception de certains genres de la tribu des Césalpiniées il n'y a aucun représentant des Césalpinioïdées tropicales dans la zone tempérée nord. Aux États-Unis, on observe l'existence de 6 genres tropicaux de Césalpiniées : *Gleditsia*, *Cercidium*, *Parkinsonia*, *Hæmatoxylon*, *Hoffmanseggia*, *Cæsalpinia*, et de deux genres communs avec la Chine, *Gleditsia*, *Gymnocladus*. Aucun de ces genres n'est représenté en Europe autrement que par des fossiles. Font exception, parmi les Cercées (Bauhiniées) le seul *Cercis*, « l'arbre de Judée » présent de la Méditerranée orientale aux U.S.A.

Plus généralement il faut constater la quasi-absence de jalons vivants ou fossiles de Césalpinioïdées dans la Laurasie qui attesteraient l'existence de centres de Césalpinioïdées allant de l'Asie du sud-est à l'Europe à travers l'Asie centrale, comme cela s'est présenté pour d'autres familles tropicales. Des fossiles — toujours à rechercher — permettraient d'informer ou de confirmer cette observation. Faute de reliques fossiles ou vivantes, il faut tirer cette conclusion que les Césalpinioïdées eurent (à l'exception de la tribu des Césalpiniées, et du genre *Cercis*), une origine gondwanienne. Elles se formèrent dans des centres tertiaires africains et américains du sud.

1. Tribu contestée par certains botanistes qui rattachent les Kramériées à d'autres familles.

TABLEAU DE LA DISTRIBUTION DES CÉSALPINIOIDÉES DANS LE MONDE

Amérique N	Amérique C, S, Antilles	Europe, Asie W, Méditerranée	Afrique W et C	Afrique NE et E	Afrique S	Madagascar	Inde	Asie SE	Chine	Malésie	Australie Papouasie
						1. — CÉSALPINIÉES					
				Delonix		Delonix					
Gymnocladus									*Gymnocladus*		
Gleditsia	*Gleditsia*	*Gleditsia* (caspienne)							*Gleditsia*		
Cercidium	*Cercidium*										
Parkinsonia	*Parkinsonia*			*Parkinsonia*	*Parkinsonia*			*Parkinsonia*			
Hæmatoxylon	*Hæmatoxylon*				*Hæmatoxylon*	*Hæmatoxylon*	*Hæmatoxylon*				
Hoffmanseggia	*Hoffmanseggia*				*Hoffmanseggia*						
	Peltophorum			*Peltophorum*	*Peltophorum*	*Peltophorum*		*Peltophorum*	*Peltophorum*	*Peltophorum*	*Peltophorum*
Cæsalpinia	*Cæsalpinia*		*Cæsalpinia*	*Cæsalpinia*	*Cæsalpinia*		*Cæsalpinia*	*Cæsalpinia*		*Cæsalpinia*	*Cæsalpinia*
	Bresilettia						Acrocarpus	Acrocarpus		Acrocarpus	
	Guilandina						Wagatea				
	Libidibia		*Pterolobium*	*Pterolobium*	*Pterolobium*		*Pterolobium*	*Pterolobium*	*Pterolobium*	*Pterolobium*	
	Tara		Bussea	Bussea							
				Cadia		Bussea					
				Cordeauxia		Cadia					
				Stuhlmannia							
	Stenodrepanum										
	Jacqueshuberia										
	Conzattia					Tetrapterocarpon					
	Moldenhawera					Colvillea					
	Tachigalia				Umtiza (*)						
	Balsamocarpon				(*) position incertaine						
	Melanoxylon										
	Schizolobium										
	Zuccagnia										

Dimorphandra										
Mora										
		Erythrophleum	*Erythrophleum*		*Erythrophleum*	*Erythrophleum*	*Erythrophleum*	*Erythrophleum*		*Erythrophleum*
		Burkea	Burkea				Synpetalandra			
		Stachyothyrsus								
		Pachyelasma								

3. — SWARTZIÉES

Swartzia		*Swartzia*	*Swartzia*							
Holocalyx										
Aldina		Baphiopsis	Baphiopsis							
Bocoa		Cordyla	Cordyla		Cordyla					
Candolleodendron		Mildbraediotendron	Mildbraediotendron							
Cashalia										
Exostylia										
Lecointea										
Zollernia										

4. — KRAMÉRIÉES

Krameria										

5. — CYNOMÉTRÉES

Pseudocopaina		*Afzelia*	*Afzelia*			*Afzelia*	*Afzelia*		*Afzelia*	
Vouacapoua		Augouardia								
		Baikiaea	Baikiaea	Baikiaea						
		Childlovia								
		Colophospermum		Colophospermum						
Copaïfera		*Copaïfera*							*Copaïfera*	
Crudia		*Crudia*								
Cynometra		*Cynometra*	*Cynometra*		*Cynometra*		*Cynometra*			
Stuhlia		Daniellia	Daniellia							
Dicymbe		Detarium								
Cenostigma		Eurypetalum								

Suite page suivante

Amérique N	Amérique C, S, Antilles	Europe, Asie W, Méditerranée	Afrique W et C	Afrique NE et E	Afrique S	Madagascar	Inde	Asie SE	Chine	Malésie	Australie Papouasie
			Gilletiodendron								
	Poeppigia		Gossweilerodendron								
	Guibourtia		*Guibourtia*	*Guibourtia*							
	Dicymbopsis		Hylodendron								
	Campsiandra		Hymenostegia								
			Lebruniodendron								
			Leonardoxa		Schotia						
	Sclerolobium		Loesenera								
	Batesia		Neochevalierodendron								
			Oxystigma	Oxystigma							
			Scorodophleus	Scorodophleus							
			Sindora					*Sindora*		*Sindora*	
	Phyllocarpus		Pterygopodium								
	Prioria		Sindoropsis								
	Tylacanthus		Stemonocoleus								
	Recordoxylon		Talbotiella								
			Tessmannia	Tessmannia							
			Zenkerella	Zenkerella							
	Pterogyne			*Intsia*		*Intsia*	*Intsia*	*Intsia*		*Intsia*	*Intsia*
	Hymenæa										
				Trachylobium		Trachylobium					
							Maniltoa	Maniltoa			Maniltoa
								Kingiodendron		Kingiodendron	Kingiodendron
							Hardwickia				

	Brownea		Anthonotha				Saraca	Saraca	Saraca	Saraca	
	Elisabetha		Aphanocalyx								
	Eperua		Berlinia			Bathiæa			Lycidice		
	Goniorrhachis		Brachystegia	Brachystegia							
	Heterostemon		Cryptosepalum	Cryptosepalum							
	Macrolobium		Didelotia								
	Palouea		Englerodendron	Englerodendron							
	Peltogyne		Eurypetalum								
	Tachigalia		Gilbertiodendron					Amherstia			
			Isoberlinia	Isoberlinia							
			Isomacrolobium								
			Julbernardia	Julbernardia							
			Paramacrolobium	Paramacrolobium		Tamarindus					
			Leonardendron								
			Librevillea								
			Michelsonia								
			Microberlinia			Apaloxylon					
			Monopetalanthus								
			Oddoniodendron								
			Paraberlinia								
			Pellegriniodendron								
			Polystemonanthus								
			Pseudomacrolobium					Humboldtia		Leucostegane	
			Tetraberlinia								
			Toubaouaté								
			Triplisomeris								
			Zingania								

Suite page suivante

Source : MNHN, Paris

Amérique N	Amérique C, S, Antilles	Europe, Asie W, Méditerranée	Afrique W et C	Afrique NE et E	Afrique S	Madagascar	Inde	Asie SE	Chine	Malésie	Australie Papouasie
7. — AMPHIMANTÉES											
			Amphimas								
8. — CERCÉES (BAUHINIÉES)											
Cercis	Bauhinia	*Cercis*	Bauhinia	Bauhinia		Bauhinia					Bauhinia
			Bandeiræa								
			Gigasiphon	Gigasiphon		Gigasiphon				Gigasiphon	
			Griffonia								
			Piliostigma	Piliostigma			Piliostigma	Piliostigma	Piliostigma		Piliostigma
			Tylosema								
9. — CASSIÉES											
	Apouleyia	Ceratonia	Bandeiræa			Baudouinia					
Cassia	*Cassia*	*Cassia*	*Cassia*	*Cassia*		*Cassia*	*Cassia*				*Cassia*
	Dialium		*Dialium*	*Dialium*		*Dialium*				*Dialium*	
	Androcalymma		Distemonanthus			Elignocarpus				Uittienia	Storckiella
	Cavaræa									Dansera	Petalostylis
	Dicorynia		Duparquetia			Mendreavia				Kompassia	
	Martiodendron										
	Martiusia										

Source : MNHN, Paris

Dans la Pangée, avant la dislocation du monocontinent, des échanges eurent lieu notamment entre lignées africaines et lignées américaines, l'Afrique et l'Amérique du sud étant longtemps connexes. Les évolutions se firent indépendamment, dans chaque tribu, à l'échelle continentale, ce qui explique le nombre relativement petit des genres communs à l'Afrique et à l'Amérique du sud.

CAS DES CÉSALPINIÉES

Il reste à envisager en priorité d'ancienneté le cas assez extraordinaire de la tribu des Césalpiniées, que nous avons évoqué autrefois déjà (AUBRÉVILLE, 1969). Les Césalpiniées sont probablement les plus anciennes de la famille, si l'on remarque, sauf quelques exceptions, leurs feuilles bipennées (ainsi que les Dimorphandrées), caractère que l'on considère généralement comme un signe d'archaïsme. Ce sont aujourd'hui des arbustes ou petits arbres (rarement des herbacées), souvent épineux, vivant en pleine lumière dans des formations xérophiles, sur sols rocailleux ou sableux. Souvent aussi ils se signalent par de belles fleurs colorées qui les font rechercher pour les jardins en pays chauds. La phytogéographie nous apporte d'autres informations. En effet, en Amérique du sud, les Césalpiniées n'existent pas dans la forêt amazonienne trop humide, sauf rares exceptions (*Jacqueshuberia*, lisières, fourrés). Abondantes en Amérique centrale, elles disparais ent dans la région amazonienne, pour reparaître nombreuses dans le nord de la République Argentine où BUCKART (1952), spécialiste des Légumineuses, a reconnu de nombreuses espèces, formant la plus forte concentration mondiale de Césalpiniées. Certains genres ont donc en Amérique deux aires disjointes, l'une au nord de l'équateur, l'autre au sud.

En Afrique sèche orientale et australe, on trouve partout des Césalpiniées, à Madagascar, en Afrique du sud, de l'Éthiopie au désert du Namib; mais par contraste une disjonction remarquable de l'Afrique occidentale et centrale, sèche et humide. Il y a de très rares exceptions : un *Cæsalpinia* lianescent sur les côtes du Golfe de Guinée, et un *Bussea*, petit arbre à belles fleurs jaunes de la forêt dense équatoriale poussant au bord des cours d'eau (alors que le centre de densité du genre est en Afrique orientale). Plusieurs genres sont communs au désert de Namib et à la République Argentine, témoins de liaisons quand les deux continents étaient connexes, tels que : *Peltophorum*, *Cæsalpinia*, *Parkinsonia*, *Hoffmanseggia*, *Hæmatoxylon*, la prépondérance numérique restant acquise à l'Amérique du sud.

Nous suggérons une hypothèse pour expliquer la distribution des Césalpiniées africaines et américaines. Leur origine fut laurasienne contrairement à celle des Amherstiées et Cynométrées qui est gondwanienne. La trace de cette origine pourrait être marquée par les aires des quelques Césalpiniées existant encore dans l'hémisphère boréal entre l'Amérique du nord de la Chine, *Gleditsia* et *Gymnocladus*, et notamment l'espèce relique de *Gleditsia* survivant au sud de la mer Caspienne. Des fossiles

du type Légumineuses Césalpinioïdées ou Césalpiniées ont été trouvées en Europe, mais il est impossible de savoir à quelle tribu ils appartiennent. La persistance de genres de Césalpiniées actuelles de la flore laurasienne entre l'Amérique du nord et la Chine, permet de supposer que ces fossiles sont plutôt des restes de Césalpiniées. Sauf ces rares exceptions les Césalpiniées suivirent le déplacement général des flores chaudes vers le sud en sens inverse du déplacement des continents et envahirent les milieux xériques. En fait l'invasion au cours d'une longue période sèche générale, s'étendit sur tout le Gondwana. En Amérique du nord, il reste dans les régions arides des *Cercidium*, *Parkinsonia*, *Hæmatoxylon*, *Hoffmanseggia*, *Cæsalpinia*. Toute l'Amérique du sud fut occupée par la flore des Césalpiniées, depuis l'Amérique centrale jusqu'à la pointe sud du continent. De même l'Afrique aride entière fut occupée par les Césalpiniées, des échanges étant possibles — comme nous l'avons dit — avec l'Amérique du sud; Madagascar qui occupait une position à hauteur des Somalies connut aussi l'afflux des Césalpiniées. Il est vraisemblable qu'un autre centre laurasien existait en Chine, relié primitivement avec un centre européen. Il fut à l'origine de la flore des Césalpiniées actuelles de l'Asie du sud-est et de la Malésie.

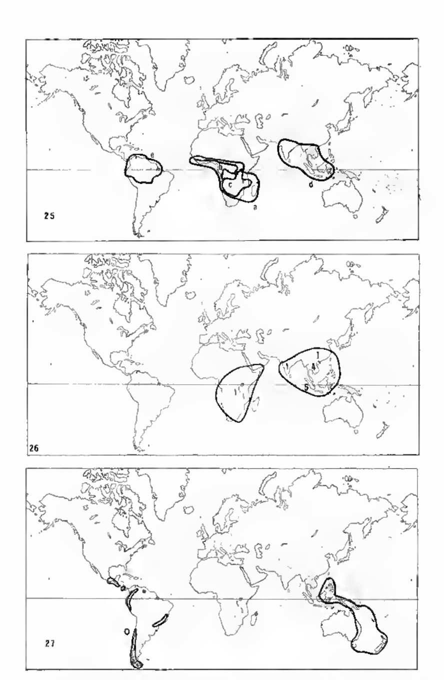
La descente « apparente » de l'équateur vers le sud-ouest coïncida avec (ou fut à l'origine de) la formation puis de la prolifération des Césalpinioïdées dans la bande humide équatoriale. Cette puissante flore élimina sur son passage la flore xérophile des Césalpiniées. En Amérique elle donna naissance à la flore amazonienne qui coupe en deux aires séparées la flore plus ancienne des Césalpiniées. En Afrique la coupure en deux parties de la flore Césalpinienne fut partiellement réalisée seulement. Cette dernière flore disparaissait presque totalement, de l'Afrique occidentale et de l'Afrique centrale, mais se maintenait tout le long de l'Afrique orientale, de l'Éthiopie à l'Afrique du sud, et remarquablement aussi à Madagascar.

La Malésie conserva aussi une partie de sa flore sèche de *Peltophorum*, *Cæsalpinia* et *Pterolobium* (Pl. 9, *26*). Les genres *Acrocarpus* et *Wagatea* persistèrent sur les côtes de l'Océan Indien.

Nous concluerons que les Césalpiniées par leur type morphologique primitif et la primauté de leur extension dans le monde tropical, celle-ci précédant celle des Césalpinioïdées, méritent dans l'échelle systématique un rang supérieur à celui d'une tribu, et à mon avis pourraient être considérées comme formant une sous-famille séparée.

A ma connaissance il n'y a pas de relique dans l'hémisphère boréal tempéré d'une flore tropicale des Césalpinioïdées, à la seule exception du genre *Cercis* (Bauhiniées) présent aux U.S.A., autour de la Méditerranée et se prolongeant jusqu'au Moyen-Orient et en Iran (arbre de Judée). La flore des plus importantes tribus des Césalpinioïdées est bien une flore gondwanienne qui prit essentiellement naissance dans la partie occidentale du Gondwana : Amérique du sud et Afrique.

Il reste encore à expliquer la présence de rares genres de la tribu des Amherstiées et de celle des Dimorphandrées, de l'Inde à l'Asie du sud-est, la Malésie et jusqu'en Chine (Lycidice). Ils sont très peu nombreux en comparaison de ceux des tribus des Cynométrées, Amherstiées et Swart-



Pl. 9. — **25**, Centres actuels de concentration des **Césalpinioïdées** ; a, africaines; b, guinéo-congolaises; c, forêts claires australes; d, dispersion asiatico-malésienne; e, amazoniennes; **26**, aire du genre **Pterolobium** d'après VIDAL & HUB. (les chiffres indiquent le nombre des espèces par régions); **27**, aire de la famille des **Wintéracées** d'après A. C. SMITH (1943) et TAKHTAJAN (1969).

ziées africaines et américaines. Leur position géographique strictement orientale fait penser à une origine laurasienne. Le genre *Sindora* (Cynométrées), a une aire malésienne d'où a essaimé une espèce qui est demeurée perdue sur le littoral du Gabon et dont l'origine reste mystérieuse, faute de jalons fossiles intermédiaires entre la Malésie et le Gabon[1]. Le genre *Saraca* également malésien et indien n'a pas d'autre prolongement connu. En attendant une documentation plus compléte nous admettrons l'existence ancienne d'un centre secondaire extrême-oriental laurasien d'Amherstiées, Cynométrées, et Bauhiniées.

Le cas des Cassiées souléve d'autres problèmes. Le genre *Cassia*, pléthorique Cassiée avec 451 espéces distribuées partout dans le monde tropical, mais aussi dans le monde tempéré de l'Amérique du nord à l'Océanie, ainsi que le genre *Ceratonia* (Caroubier) méditerranéen, évoquent une origine laurasienne de la tribu.

La petite tribu des Swartziées est essentiellement gondwanienne sud-américaine et africaine et ne s'étend pas dans l'hémisphère oriental.

Nous nous attarderons encore un peu sur la tribu des Dimorphandrées. On peut la ranger *a priori* parmi les Césalpinioïdées les plus primitives en raison de ses feuilles bipennées. Elle ne compte que 6-7 genres, de l'Amérique du sud à l'Australie, l'Afrique étant favorisée de 4 genres. L'un d'eux est phytogéographiquement remarquable, parce qu'il est présent dans tout le monde tropical, à l'exception de l'Amérique. Ce genre *Erythrophleum* existe notamment en Asie du sud-est, en Chine, et en Australie. Les arguments ne manquent pas pour lui attribuer une origine exceptionnellement laurasienne, impliquant une invasion de l'Afrique sèche à l'époque où la tribu des Césalpiniées dominait dans toute l'Afrique, avant l'explosion des Césalpinioïdées. On peut aussi soutenir que le genre étant présent en Australie pourrait être aussi bien gondwanien. Faute de documents paléobotaniques il nous est difficile de conclure.

Les grands faits que nous croyons avoir mis en évidence sont : la dominance gondwanienne sud américano-africaine de la famille des Césalpinioïdées; l'origine primitive laurasienne de la tribu des Césalpiniées et vraisemblablement aussi celle des Cassiées, des Bauhiniées et des Dimorphandrées.

LE PASSAGE DES FLORES GONDWANIENNES AUSTRALES VERS L'OUEST PAR LA VOIE ANTARCTIQUE

La dislocation du Gondwanaland commence à la fin du Permien (180-185 M.A.). L'Atlantique sud s'ouvre vers 130 M.A. La séparation de l'Afrique et de l'Amérique du sud sera bien établie entre 100-50 M.A. Il en est de même à l'Est de l'Afrique.

1. Nous avons déjà noté (Aubréville, 1969 : 225) le rapprochement fait par Mme Van Campo (1963) du pollen des *Sindora* africains avec celui d'une espèce de la Siberie occidentale, du Jurassique-Paleocene, *Loranthacites pilatus*.

Ainsi dès le début du Crétacé, l'Afrique du sud semble bien isolée par des fossés (rifts) qui forment des obstacles à des transferts de flore par le sud.

Or il est évident que de tels transferts eurent lieu. Sans eux il serait impossible de concevoir ces divisions de certaines flores, l'une atlantique, l'autre indo-pacifique qui attestent une origine commune.

Une première explication s'impose lorsque l'on observe que si le passage par la voie australe fut bouché par la glaciation permo-carbonifère jusque 180-185 M.A., de cette date à celle du début de la dérive dans l'hémisphère sud, manifeste vers 130 M.A. par l'ouverture par le sud de l'Atlantique sud, une possibilité s'ouvrit aux migrations des flores australes. Cette époque est connue comme celle du développement des Angiospermes. Durant 50 M.A. environ, une route australe de migration fut donc ouverte aux proto-angiospermes.

Schuster ainsi que Dietz & Holden pensent qu'à la fin du Trias (environ 180 M.A.) les fossés séparant l'Antarctide de l'Amérique du sud et de l'Afrique étaient étroits et ne constituaient pas une barrière infranchissable pour des migrations de plantes.

D'autres possibilités de migration apparaissent encore beaucoup plus tard au début du Tertiaire, alors que l'Antarctide était encore soudée au sud de l'Afrique. Vers 60-65 M.A., l'Antarctide pouvait comprendre des secteurs à climat tempéré ou chaud, favorables à des migrations de flore. C'est cette voie qu'emprunta vraisemblablement le genre *Nothofagus* dont des restes fossiles ont été découverts dans l'Ile Seymour (env. 60°S) et dans le Mae Murdo Sound (env. 80°S) sur les bords de l'Antarctide (Schuster, 1972, van Steenis). De même s'explique la migration par l'Antarctide du genre *Araucaria*. Issu de la Nouvelle-Guinée déjà subtropicale, ou de l'Australie orientale ou de la Nouvelle-Zélande, il put se propager jusqu'à la côte pacifique du Chili, laissant des fossiles d'âge oligocène sur les côtes de l'Antarctide (Florin, 1963). La chaîne des *Araucaria* vivants ou fossiles est marquée schématiquement sur la figure 28 de la planche 10.

Enfin, même en dépit de l'ouverture de l'Atlantique sud, du sud vers le nord, des possibilités de franchissement antarctiques existèrent sans doute par des chemins de « sauts de pierre » (stepping stones) offerts entre l'Antarctide et l'Amérique du sud par les îles du « Scotia Arc » (Schuster, 1972).

Ainsi, nonobstant les glaciations permiennes, des migrations de l'Est à l'Ouest purent se faire de l'Australie à l'Amérique du sud, au sud de l'Afrique du sud, soit par des proto-angiospermes au Trias et au Jurassique, ou plus tard encore au Crétacé supérieur. Celles-ci ont laissé des traces sous forme de fossiles de *Nothofagus* et d'*Araucaria*. Mais cette voie devait être empruntée par beaucoup d'autres familles tropicales ou subtropicales dont certains genres étaient capables de s'adapter temporairement à des conditions climatiques tempérées[1].

1. Citons par exemple : *Eucryphia*, Cunoniacées, *Xylosma*, *Laurelia*, *Metrosideros*, *Drapetes*, *Pernettya*, etc.

Sans doute aussi peuvent s'expliquer les invasions en Afrique du sud de familles australiennes directement de l'Australie ou par l'intermédiaire de l'Antarctide, telles que les Protéacées, aprés les glaciations permiennes. Immédiatement après la fonte des glaciers, elles trouvérent un champ ibre à leur expansion et à l'explosion de leur spéciation. N'est-il pas permis de penser que les Epacridacées australiennes, comparables aux Protéacées par leur morphologie et leur même exubérance australienne, prirent la même route d'invasion vers l'Afrique du sud, laquelle fut pour elles au surplus une voie d'évolution, puisqu'il n'y a pas d'Epacridacées en Afrique mais des Ericacées, morphologiquement très proches, et très diversifiées en Afrique du sud autant que le sont les Protéacées de la flore capienne.

UN EXEMPLE DE MIGRATION PAR LA VOIE ANTARCTIQUE : LA FAMILLE DES WINTÉRACÉES

Cette famille (Pl. 9, *27*) proche des Magnoliacées est typiquement australe. Elle comprend 6 genres et environ 90 espèces : *Drimys* est exclusivement d'Amérique centrale et d'Amérique du sud, 4 sp.; *Tasmannia*[1], Australo-papouasie, 36 esp. dont 1 seule a franchi la ligne Wallace et s'étend sur une partie de la Malésie (Philippines, Bornéo); *Bubbia*, 30 esp., Nouvelle-Guinée, NE Australie, Nouvelle-Calédonie. Une espéce a été décrite à Madagascar[2]; *Pseudowintera*, 3 esp., Nouvelle-Zélande; *Belliolum*, Nouvelle-Calédonie, 4-8 esp.; *Tetrathalamus*, Nouvelle-Guinée, 1 esp. La famille n'existe ni en Afrique, ni en Eurasie. Les deux genres de Nouvelle-Calédonie, *Zygogynum* et *Exospermum* cités par SCHUSTER (1972) chez les Wintéracées sont parfois plutôt placés chez les Dégénériacées.

L'unique Wintéracée malgache attribuée à *Bubbia* par CAPURON (1963), semble être une relique de l'époque où l'Australie était proche de l'Afrique et de Madagascar, avant la dérive vers l'Est.

L'aire du genre *Drimys* étendue depuis le Cap Horn à l'extrémité sud de l'Amérique du sud jusqu'au delà du canal de Panama indique un transfert par la route de l'Antarctide, à l'époque permienne de la Pangée, d'ancêtres proto-wintéracéens.

LA MIGRATION DE LA FLORE AUSTRALO-PAPOUE

Nous avons rassemblé sous ce nom de Flore australo-papoue (AUBRÉVILLE, 1975) tous les genres archaïques, d'Angiospermes et de Gymnospermes, présents en Australie orientale, en Nouvelle-Guinée, et dans les chapelets d'îles océaniennes qui, en forme d'arcs, entourent l'Australie

1. Proche de *Drimys*.
2. Wintéracée certaine mais rapprochement avec *Bubbia* à préciser.

à grande distance, endémiques ou communs à plusieurs territoires insulaires. Cette Flore est actuellement abondamment mélangée à des éléments de la flore malésienne et indo-malésienne qui ont envahi l'Australasie dès que celle-ci dans sa dérive vers l'Est vint buter contre le plateau malésien à l'Oligocène (30-35 M.A., MELVILLE, 1975). La ligne Wallace qui sépare biologiquement l'Indo-Malésie de l'Australo-papouasie fut également franchie en sens inverse par des éléments australasiens. Les deux flores initiales sont aujourd'hui imbriquées, de sorte que sur la façade tropicale de l'Océan pacifique depuis la Chine du sud jusqu'à la Nouvelle-Calédonie et aux Iles Fidji, se concentrent les reliques de flores très anciennes, dont l'évidente exceptionnelle richesse, reconnue justement par A. C. SMITH (1967), TAKHTAKJAN (1969) et VAN STEENIS, fit penser à ces botanistes que ces territoires indo-malésiens et australasiens étaient le berceau des Angiospermes. Cette conception ne fut pas acceptée par d'autres auteurs (SCHUSTER, 1972), AXELROD, CRONQUIST (1968), ni par nous-même (1975). La flore dite de « l'Assam à Fidji » (TAKHTAJAN) est une survivance d'un mélange d'une flore primitive asiatico-malésienne, donc laurasienne, et d'une flore gondwanienne australo-papoue trés primitive mais d'introduction relativement récente. Certainement l'Australo-papouasie fut un des centres gondwaniens d'origine des Angiospermes. De même l'Asie du sud-est et la Malésie furent un autre centre laurasien d'origine.

Dans tous les travaux publiés récemment sur cette phase australe du démembrement de la Pangée, nous avons noté l'opinion de RAVEN & AXELROD, lesquels datent de la fin du Crétacé supérieur (80 M.A.) la séparation de l'ensemble Antarctide-Australasie du continent africain (Gondwana sud). Il est aussi reconnu qu'à la fin du Crétacé les deux continents Antarctide et Australie étaient toujours joints; leur séparation ne se serait faite qu'à l'Éocène inférieur (50 M.A., WEISSEL & HAYNE, 1971).

Particulièrement intéressante est l'étude paléobiogéographique de l'Australasie depuis le détachement du Gondwana sud jusqu'au contact des plaques tectoniques de l'Australasie et de la Malésie, par RAVEN & AXELROD (1972), synthèse de très nombreux travaux dont la bibliographie, comportant 132 numéros, est ajoutée à l'ouvrage de RAVEN & AXELROD que je viens de citer.

Une explication y est apportée à la curieuse formation d'archipels en arcs autour de l'Australie Est, par la rupture de la plaque australienne commencée au Crétacé supérieur (80 M.A.), avec un croquis reconstituant l'Australasie primitive, dû à GRIFFITH et ses collègues.

LA DISJONCTION AFRICAINE

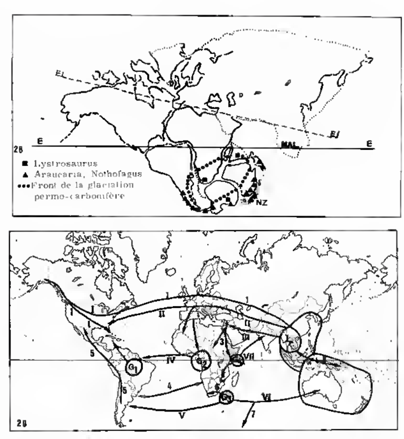
De nombreuses familles sont amphitropicales, ayant une aire américaine et une aire asiatico-malésienne. Nous en avons donné quelques exemples. Entre ces aires l'Afrique reste vide. La disjonction africaine est un fait commun, un phénomène phytogéographique (sur lequel nous avons

attiré l'attention depuis 1955 en l'appelant « la disjonction africaine »). Il est en rapport avec la « disjonction européenne », celle-ci due au refroidissement de la fin du Tertiaire et aux glaciations quaternaires qui ont amené l'extinction de nombreux genres de la flore tertiaire européenne, avec comme conséquence la pauvreté actuelle de la flore européenne par rapport aux flores américaine et asiatique. Mais l'Afrique n'a pas connu de véritables périodes glaciaires bien que l'on ait constaté des périodes de refroidissement dans les montagnes de l'Afrique orientale, mesurées par les variations du niveau des grands lacs qui étaient alimentés par les glaciers environnants.

L'explication de cette disjonction fréquente tient à l'histoire du Gondwana dans la Pangée. L'Afrique fut un continent largement isolé de l'Amérique du nord, de l'Europe, et de l'Asie. Il eut des contacts restreints et discontinus avec l'Europe, avec l'Asie occidentale, mais il resta en réalité nettement séparé de la Laurasie, c'est-à-dire de la flore américano-sud asiatico-malésienne. Ses liaisons demeurérent au contraire longtemps assurées avec l'Amérique du sud et avec l'ensemble Antarctide-Australasie, c'est-à-dire avec ce qui fut le domaine essentiel hors l'Afrique des flores gondwaniennes. Les liaisons africaines intercontinentales entre les deux flores laurasienne et gondwanienne sont des cas particuliers qui doivent être considérés famille par famille, genre après genre. Il est probable aussi que la concurrence entre les deux flores s'est manifestée chaque fois qu'il y eut des intrusions d'une flore sur le territoire de l'autre flore. La flore guinéo-congolaise par exemple a un pouvoir d'expansion, quand les conditions climatiques lui sont très favorables, qui lui font rejeter toutes les introductions de groupes floristiques laurasiens, de même qu'elle a éliminé chez elle tous les vestiges des Gymnospermes, aux rares exceptions près dans les montagnes. Après le contact de l'Australasie avec le plateau malésien, la flore gondwanienne australo-papoue s'est trouvée en concurrence avec la flore indo-malésienne; il y eut donc mélange mais aucune des deux n'a éliminé l'autre. Il y eut probablement un partage dont il serait intéressant de préciser le déroulement et les résultats actuels.

LA FLORE MALGACHE, MÉLANGE GONDWANIEN AFRICAIN, MALGACHE, AUSTRALO-PAPOU ET LAURASIEN MALÉSIEN

Madagascar qui fut longtemps au contact de l'Afrique, a une flore riche en taxons identiques ou affines de taxons africains. Nous avons déjà rappelé (1976) que Perrier de la Bâthie indiquait : 170 genres communs avec l'Afrique (15,1 %), 43 genres endémiques malgaches affines de types africains; 115 genres soit 24 % strictement malgaches; 535 genres soit 47,7 % d'éléments pantropicaux; 78 genres soit 7 % d'éléments orientaux plus 20 genres affines de types indo-malésiens; 77 genres soit 7 % d'éléments austraux (Afrique australe, Océanie, Amérique du sud), sur une flore totale reconnue de 1124 genres. Les apports asiatico-malésiens provien-



Pl. 10. — **28**, Croquis montrant l'emboîtement hypothétique des continents à l'ère permienne, avant leur dislocation au Crétacé, ainsi que les possibilités du passage de la flore gondwanienne australe par la voie antarctique vers l'Amérique du sud; **Lystrosaurus** 200 M.A.; chaînes des **Araucaria** et des **Nothofagus**, vivants et fossiles; front de la glaciation permo-carbonifère; *Ej*, Équateur jurassique-crétacé inférieur 135 M.A.; *Mal*, Malésie; *Nz*, Nouvelle-Zélande; **29, Migrations et radiations présumées cénozoïques ou mésozoïques des flores tropicales et subtropicales :** G, centres gondwaniens; G_1, sud-américain; G_2, centrafricain; G_3, australo-papou; G_4, indo-malgache; L, centre laurasien fixe asiatico-malésien. — **Flores laurasiennes :** I, flore alaskienne-eurasiatique-sino-malésienne, la plus primitive; 1, dérivation alaskienne-nord américaine; II, flore nord-américaine-eurasiatique-malésienne; III, voie himalayenne et 3, dérivations vers l'Afrique orientale et Madagascar. — **Flores gondwaniennes :** IV et 4, flore africano-sud américano-antillaise; V, flore australo-papoue sud américaine; 5, extension andine; 6, flore australo-papoue-capienne; VI, flore australo-papoue-antarctique; 7, dérivation antarctique; 8, liaison mésozoïque asiatico-malésienne-australo-papoue; VII, liaisons indo-malgache et africano-malgache.

nent des relations directes qui existaient entre l'île à la fin du Crétacé et l'Asie laurasienne (voie 3 sur la fig. 29 de la Pl. 10). Les relations avec l'Inde ne sont pas mises en évidence dans l'analyse de PERRIER DE LA BÂTHIE; les apports de la flore australo-papoue ne sont pas mis en lumière; ils sont

incorporés dans une rubrique "éléments austraux" qui vont de l'Afrique australe à l'Océanie et à l'Amérique du sud. Une nouvelle analyse serait nécessaire qui séparerait les apports suivant des véritables origines : africaine gondwanienne, laurasienne, malésienne par le canal de l'Afrique du nord-est; australo-papoue avant la séparation de l'Australasie et de l'Antarctide du Gondwana et enfin restes gondwaniens de relations directes avec l'Inde avant la dérive de celle-ci.

La flore malgache par ses rapports très anciens avec les flores australo-papoues et asiatiques laurasiennes est probablement la plus extraordinaire des flores régionales africaines.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Ainsi se termine ici ce travail de synthèse sur l'apparition et la distribution des flores tropicales. Nous avons utilisé les résultats des recherches les plus récentes des géophysiciens et des phytogéographes qui ont renouvelé depuis quelques années seulement nos connaissances sur l'histoire de la Terre et de ses flores. Il est sûr que beaucoup de révisions seront encore nécessaires car le domaine à explorer est si vaste et si peu connu qu'il nécessitera des promotions de botanistes et de géophysiciens se relayant dans le temps, rectifiant — pour tenir compte des documents toujours nouveaux venus à la lumière — des affirmations qui parfois manquaient, presque inévitablement, de bases d'une solidité longuement éprouvée.

Mais nous croyons qu'il est bon d'aller toujours en avant de faits parfois chichement distribués, de laisser aller les réflexions, l'intuition et l'imagination qui regroupent ces faits dans des ordres vraisemblables. La compréhension du monde exige des hypothèses satisfaisantes pour l'esprit qui devance les strictes déductions. La recherche de l'explication du monde exige de la passion intellectuelle de la part des chercheurs.

En divisant les flores mondiales en deux grands groupes, flores laurasiennes et flores gondwaniennes, distinctes bien qu'ayant eu des contacts, nous apportons d'abord une explication à cette observation valable, mais un peu simpliste si on ne la dépasse pas, que les flores terrestres se divisent en flores de l'hémisphère nord et flores de l'hémisphère sud séparées — on ne voit pas *a priori* pourquoi — grossièrement par l'équateur. La raison de ce partage est qu'il s'agit de flores originaires des deux sous-continents pangéens : la Laurasie et le Gondwana. Le premier est de l'hémisphère boréal, le second est en grande partie austral. Elles eurent des influences réciproques, mais aussi elles évoluèrent chacune de façon autonome dans leur propre domaine géographique. La considération des deux flores tertiaires tropicales laurasienne et gondwanienne qui commande le développement de l'actuelle flore terrestre, tropicale et probablement aussi tempérée, nous a permis aussi de faire comprendre l'étonnante disjonction africaine.

Cependant dans la Pangée, avant la coupure mésogéenne, les flores

des proto-angiospermes, ancêtres inconnus des Angiospermes, eurent la possibilité de migrer, de se mêler. C'est pourquoi dans l'ensemble si divisé aujourd'hui des Angiospermes, on a l'impression de reconnaître un fond commun dans une homogénéité supérieure de toutes les flores terrestres, au-delà de tous les critères habituels de nos classifications classiques, essentiellement conçues à partir des fleurs.

Nous avons aussi admis cette hypothèse conductrice vraisemblable que les flores se sont diversifiées et développées préférablement dans les zones les plus chaudes du Globe et probablement près des mers, et de l'eau en général, parce que c'était là que la vie des plantes pouvait être la mieux protégée contre les altérations climatiques graves, aridité et glaciations et que les conditions de milieu y sont stables et favorables à l'évolution. Cette théorie est aujourd'hui partagée par plusieurs botanistes.

De tels lieux furent probablement nombreux à la surface de la Terre, c'est pourquoi nous pensons qu'il n'y eut pas pour les flores un unique centre d'origine, mais des centres d'origines et d'évolution d'abord indépendants géographiquement, les uns laurasiens, les autres gondwaniens. Nous sommes à cet égard demeuré dans la ligne de notre théorie de l'origine polytopique des Angiospermes (1974). Les déplacements relatifs des plaques qui composent la croûte terrestre ont imposé des migrations des flores qu'elles portaient, une adaptation continue des phylums, car nous croyons à l'écologie qui a toujours commandé l'adaptation aux milieux. Cela explique le découpage apparemment incompréhensible parfois des aires des taxons, et l'extinction de ceux qui physiologiquement en étaient incapables.

Dans l'histoire géologique, les flores furent constamment en mouvement et en évolution. Ces changements continuent de notre temps, mais si lentement qu'ils passent inaperçus. Les phytogéographes avertis peuvent cependant les déceler, car ils laissent des traces perceptibles. Et surtout ceux-ci trouvent un secours chez les paléobotanistes et notamment chez les paléopalynologues, puisque fort opportunément ces minuscules pollens survivent longtemps dans certaines conditions de milieu alors que les plantes mères ont disparu. Il devient donc possible si l'on a la chance de détecter des gîtes fossilifères de suivre les déplacements anciens des flores, sous réserve que les sondages soient assez nombreux et que les déterminations des pollens soient valables.

Alors, nous avons tenté avec une documentation malheureusement rarement abondante, puisée chez divers auteurs, de suivre les traces des anciennes migrations. Je pense que cet essai était possible et qu'il fut parfois concluant et acceptable pour l'esprit. Je ne suis pas toujours tombé d'accord avec les conclusions de certains de mes prédécesseurs. Cela est presque inévitable.

La découverte de centres d'origines des Angiospermes a tenté, puis divisé les paléobotanistes. Nous rappelons que nous n'avons pas suivi la conception d'un centre unique asiatico-malésien-australo-papou, de A. C. Smith, Takhtajan, van Steenis, mais nous croyons en ce qui concerne le seul monde regardant le Pacifique, qu'il y en eut deux, l'un tropical asiatique et malésien, stable au moins depuis le Tertiaire, et un second

australo-papou, également tropical, créateur et conservateur de nombreuses Angiospermes parmi les plus primitives, gondwanien à sa naissance proche ce de l'Afrique, ayant disséminé quelques-uns de ses groupes primitifs autour de qui est aujourd'hui l'Océan Indien, groupes dont quelques-uns existent encore à Madagascar, avant d'être entraîné dans une dérive générale. SCHUSTER a exprimé sa conviction que le centre d'origine — si recherché des Angiospermes — était gondwanien et que le centre indonésien était le résultat d'une migration accidentelle à partir d'un berceau ancestral gondwanien et de son évolution, suivies d'autres notamment australo-papoues. AXELROD place l'origine des Angiospermes dans les hautes terres subtropicales du Gondwana (Amérique du sud, Afrique).

Après notre synthèse nous croyons aussi que l'Afrique tropicale et subtropicale gondwanienne fut un centre d'irradiation des Angiospermes, avec un centre auxiliaire sud-américain, et des évolutions parallèles mais distinctes, en Afrique et en Amérique du sud. Au surplus, et chronologiquement sans doute, les plus anciens, nous croyons que la flore laurasienne américano-eurasiatique-malésienne fut irradiée à partir de centres d'origines tropicaux dans la zone boréale subarctique. Ils donnèrent naissance aux flores de proto-angiospermes tropicales de l'Amérique du nord, de l'Europe, de l'Asie et de l'Indo-Malésie qui eurent de grands caractères de ressemblance. Les actuelles flores tempérées sont des adaptations évolutives des flores tropicales originelles éteintes ou émigrantes.

BIBLIOGRAPHIE

AUBRÉVILLE, A., 1936. — *Flore forestière de la Côte d'Ivoire*, ed. 1, 3 vol.; ed. 2 (1959).

AUBRÉVILLE, A., 1955. — La disjonction africaine dans la flore forestière tropicale, *C. R. Soc. Biogéo.* 32 (278-280) ; 42-49.

AUBRÉVILLE, A., 1959. — Étude comparée de la famille des Légumineuses dans la flore de la forêt équatoriale africaine et dans la flore de la forêt amazonienne, *C. R. Soc. Biogéo.* 36 (314-316) : 43-57.

AUBRÉVILLE, A., 1961. — Savanisation tropicale et glaciations quaternaires, *Adansonia*, ser. 2, 2 (1) : 16-91.

AUBREVILLE, A., 1963. — Sapotacées, *Fl. Cambodge, Laos et Viêt-Nam* 3, 105 p.

AUBRÉVILLE, A., 1964 a. — Problèmes de la mangrove d'hier et d'aujourd'hui, *Adansonia*, ser. 2, 4 (1) : 19-23.

AUBRÉVILLE, A., 1964 b. — Sapotacées, *Adansonia*, Mémoires 1, 158 p.

AUBRÉVILLE, A., 1966. — Légumineuses Césalpinioïdées, *Flore du Gabon* 15, 362 p.

AUBRÉVILLE, A., 1968. — Les Césalpinioïdées de la Flore camerouno-congolaise, *Adansonia*, ser. 2, 8 (2) : 147-175.

AUBRÉVILLE, A., 1969. — Essais sur la distribution et l'histoire des Angiospermes tropicales dans le Monde, *Adansonia*, ser. 2, 9 (2) : 189-247.

AUBRÉVILLE, A., 1970. — La flore tropicale tertiaire au Sahara, *Adansonia*, ser. 2, 10 (1) : 9-14.

AUBRÉVILLE, A., 1971. — Essai sur la géophylétique et l'écophylétisme des Manilkarées, *Adansonia*, ser. 2, 11 (2) : 251-265.

AUBRÉVILLE, A., 1972 a. — La flore saharo-lybienne tropicale d'après Paul Louvet, *Adansonia*, ser. 2, 11 (4) : 583-592.

AUBRÉVILLE, A., 1972 b. — Essais de géophylétique des Sapotacées II, *Adansonia*, ser. 2, 11 (4) : 425-436.

AUBRÉVILLE, A., 1972 c. — Géophylétique des Buméliées et Sidéroxylées, *Adansonia*, ser. 2, 12 (2) : 181-185.
AUBRÉVILLE, A., 1973 a. — Déclin des genres de Conifères tropicaux dans le temps et l'espace, *Adansonia*, ser. 2, 13 (1) : 5-35.
AUBRÉVILLE, A., 1973 b. — Distribution des Conifères dans la Pangée permienne, *C. R. Acad. Sc. Paris* 276 : 1873-1876.
AUBRÉVILLE. A., 1973 c. — Géophylétique florale des Sapotacées, *C. R. Acad. Sc. Paris* 276 : 2641-2644 et *Adansonia*, ser. 2, 13 (3) : 255-271.
AUBRÉVILLE, A., 1974 a. — Nouvelle théorie de l'origine polytopique des Angiospermes tropicales, *C. R. Acad. Sc. Paris* 278 : 245-247.
AUBRÉVILLE, A., 1974 b. — Les origines des Angiospermes. 1re partie, *Adansonia*, ser. 2, 14 (1) : 5-27.
AUBRÉVILLE, A., 1974 c. — Origine polytopiques des Angiospermes tropicales. 2e partie, *Adansonia*, ser. 2, 14 (2) : 145-198.
AUBRÉVILLE, A., 1975 a. — Essais sur l'origine et l'histoire des flores tropicales africaines. Application de la théorie des origines polytopiques des Angiospermes tropicales, *Adansonia*, ser. 2, 15 (1) : 31-56.
AUBRÉVILLE, A., 1975 b. — Essais de géophylétique des Bombacacées, *Adansonia*, ser. 2, 15 (1) : 57-64.
AUBRÉVILLE, A., 1975c. — La flore australo-papoue. Origine et distribution, *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 159-170.
AUBRÉVILLE, A., 1975 d. — Madagascar au sein de la Pangée, *Adansonia*, ser. 2, 15 (3) : 295-305.
AUFFRET, A. P. & GRUAS-CAVAGNETTO, C., 1975. — Les formations paléogènes sous-marines de la Manche orientale. Données palynologiques, *Bull. Soc. Géol. France*, ser. 7, 17 (5) : 641-655.
AXELROD, D. I., 1970. — Mesozoic paleogeography and early angiosperm history, *Bot. Rev.* 36 (3) : 277-319.
AXELROD, D. I., 1972. — Plate tectonics and problems of angiosperms history. XVII Intern. Zool. Congr., thème 1. Biogéographie et liaisons internationales au cours du Mésozoïque, 16 p.
BESAIRIE, H., 1974. — Madagascar dans le cadre nouveau de la dérive gondwanienne, *Bull. Acad. Malg.* 51 : 1-15.
BEUSEKOM, C. F. VAN, 1971. — Revision of Meliosma (Sabiaceæ) section Lorenzanea excepted living and fossil, geography and phylogeny, *Blumea* 19 (3) : 355-529.
BOUREAU, E., 1957 a. — A propos de la répartition des Diptérocarpacées fossiles, *C. R. Soc. Biogéo.* 34 (296-298) : 46-47.
BOUREAU, E., 1957 b. — Étude paléoxylologique du Sahara. 23 : Sur une nouvelle espèce de bois fossile de Sterculiaceæ récoltée, à Ouaou-en-Namous (Libye) : Sterculioxylon freulonii n. sp., *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, ser. 2, 29 (1) : 112-120.
BOUREAU, E. & LOUVET, P., 1975. — Sur deux espèces nouvelles ligneuses tertiaires nouvelles de la région de Ouaou-en-Namous (Libye), *95e Congrès Nat. Soc. Sav.* 3 : 11-42.
BRENAN, J. P. M., 1967. — Leguminosæ, subfamily Cæsalpinioïdeæ, *Flora of Tropical East Africa*, Crown Ag. Overs. Dev. London, 232 p.
BRENNER, G. J., 1968. — Middle cretaceous spores and pollen from Northeastern Peru, *Pollen et Spores* 10 : 341-383.
BRUN, A., 1971. — Application de la palynologie à l'étude dynamique du Massif volcanique du Mt Dore, *Thèse Doct. Univ. Paris, Arch. Orig. C.N.R.S., n° 5422.*
BRUNEAU DE MIRÉ, P. & QUÉZEL, P., 1959. — Sur quelques aspects de la flore résiduelle du Toussidé et les lappias volcaniques culminaux de l'Emi Koussi, *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.* 50 : 126-145.
BURKART, A., 1952. — *Las Leguminosas argentinas, silvestres y cultivadas*, ed. 2, 569 p., Acme Agency, Buenos Aires.
CAPURON, R., 1963. — Contributions à l'étude de la flore de Madagascar (XI-XVI), *Adansonia*, ser. 2, 3 (3) : 373-400.
CHANDLER, H. E. J., 1954. — Some upper Cretaceous and Eocene fruits from Egypt, *Bull. Brit. Mus.* : 147-187.

Chandler, H. E. J., 1958. — Angiosperm fruits from the Lower Cretaceous of France and Lower Eocene (London Clay) of Germany, *Ann. and Mag. Nat. Hist. London:* 354-358.

Croizat, L., 1952. — *Manuel of Phytogeography or an account of plant dispersal through the world*, 587 p., W. Kunk. The Hague.

Cronquist, A., 1968. — *The evolution and classification of flowering plants*, 396 p., Nelson, London.

Dietz, R. S. & Holden, J. G., 1970. — The breakup of Pangæa, *Sc. Am.* 223 : 30-41.

Doyle, J. A., 1969. — Cretaceous angiosperm pollen of the Atlantic Coastal Plain and its evolutionary significance, *Journ. Arnold Arb.* 50 : 1-35.

Doyle, J. A. & Hickey, L. J., 1976. — Pollen and Leaves from the Mid-Cretaceous Potomac group and their bearing on early Angiosperm Evolution. *In The origin and Early Evolution of the Angiosperms.*, C. B. Beck (ed.), Columbia Univ. Press New-York: 139-206.

Ducke, A., 1949. — As Leguminosas da Amazônia brasileira, ed. 2, *Bol. Tec. I.A.N.*

Ducke, A., 1958. — Notas adicioneis as Leguminosas da Amazônia brasileira, *Bol. Tec. I.A.N.* 18.

Du Toit, A. L., 1937. — *Our wandering continents. An hypothesis of continental drifting*, 366 p., Edinburgh.

Good, A. D., 1964. — *The geography of the flowering plants*, 158 p., Longman's London.

Guinet, P. & Salard, M., 1975. — Grains de pollen du Tertiaire au Cameroun pouvant être rapportés aux Mimosacées, *Boissiera:* 21-28.

Guyot, A. L., 1948. — *Genèse de la flore terrestre*, 136 p., Presses Univ. France, Paris.

Hutchinson, J., 1959. — *The Families of Flowering plants*, ed. 2, 2 vol., 792 p., Oxford Press.

Ildefonse, J. P., Suc, J. P. & Vernet, J. L., 1976. — Une flore nouvelle, pollens et macrorestes, d'âge plio-pléistocène dans le sud des Grandes Causses, *C. R. Acad. Sc.*, ser. D, 282 : 699-702.

Jardiné, S., Doerenkamp, A. & Biens, P., 1974. — Dicheiropollis etruscus, un pollen caractéristique du Crétacé inférieur afro-sudaméricain, *Sc. Géol. Bull.* 27 : 87-100.

Jardiné, S., Kieser, G. & Reyre, Y., 1974. — L'individualisation progressive du continent africain vue à travers les données palynologiques de l'ère secondaire, *Sc. Géol. Bull.* 27 : 69-85.

Kalkman, C., 1966. — The Old World species of Prunus subg. Laurocerasus including those formely referred to Pygeum, *Blumea* 13 (1) : 1-115.

Keay, R. W. J., 1958. — Cæsalpiniaceæ, *in* Hutchinson, J. & Dalziel, J. M., *Flora of West Tropical Africa*, ed. 2, 1 (2) : 439-484.

Kerfoot, O., 1971. — Sur les bois fossiles du Paléocène de Sessao (Niger), *Rev. Palaeobot. and Palyn.* 11 : 303-323.

Kerfoot, O., 1973. — Sur une liane plio-quaternaire du Tchad, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* : 81-89.

Kerfoot, O., 1975. — Origin and speciation of the Cupressaceæ in Sub-Saharan Africa, *Boissiera* 24*a* : 145-150.

Koeniguer, J. C., 1968. — Présence d'une Euphorbiacée fossile dans le Sénonien supérieur du sud-Tunisien, *Palaeobot.* 16 : 170-176.

Koeniguer, J. C., 1969. — Sur quelques structures du Palmier du Mio-Pliocène de Libye, *94e Congrès Nat. des Soc. Sav.* : 175-189.

Koeniguer, J. C., 1972. — Bois fossiles de Tamaris, Acacia, Retama du Plio-quaternaire saharien, *C. R. Acad. Sc. Paris* 276 : 3069-3072.

Lemoigne, J., 1975. — Paléoflores et Provinces paléofloristiques au cours des temps géologiques, *Bull. Soc. Géol. Fr.*, ser. 7, 17 (5) : 867-877.

Léonard, J., 1952. — Cynometreæ et Amherstieæ, *Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi* 3 : 234-376.

Léonard, J., 1957. — Tribu des Cynometreæ et des Amherstieæ, *Mém. Cl. Sc., Acad. Roy. Belg.* 30 (2).

Louvet, P., 1971. — *Sur l'évolution des flores tertiaires de l'Afrique Nord-équatoriale*, Thèse Doct. État, Univ. Paris, 497 p.

Louvet, P., 1974. — Sur trois bois fossiles du Tertiaire de Libye, *Bull. Soc. Bot. Fr.* 121 (7-8) : 260-280.

LOUVET, P., 1975 a. — La flore oligocène du Djebel Coquin (Libye), *95e Congrès Nat. Soc. Sav.* 3 : 79-96.

LOUVET, P., 1975 b. — Sur deux espèces fossiles nouvelles de Lutétien supérieur de Libye, *95e Congrès Nat. Soc. Sav.* 3 : 43-58.

MACKO, S., 1959. — Pollens grains and spores from Miocene brown coals in Lower Silesia. I. *Trav. Soc. Sci. et Lettres, Wroclaw*, 176 p.

MAGUIRE, B., 1970. — On the flora of the Guyana Highland, *Biotropica* : 85-100.

MAC GINITIE, H. D., 1959. — The Eocene Green River flora of N-W Colorado and N-E Utah, *Univ. Publ. Calif. Geol.* 83 : 1-140.

MELVILLE, R., 1975. — The distribution of Australian relict plants and its bearing on angiosperm evolution, *Bot. J. Linn. Soc.* 71 : 67-88.

NOOTEBOOM, H. P., 1975. — Revision of the Symplocaceæ of the old world, *Leiden Bot. Ser.* 1.

PELLEGRIN, F., 1948. — Les Légumineuses du Gabon, *Mém. Inst. Et. Centrafr.* 1, 284 p.

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1972. — Plate tectonics and Australasian paleobiogeography, *Science* 176 : 1379-1386.

RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm biogeography and past continental movements, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 61 : 539-673.

REID, E. M. & CHANDLER, H. E. J., 1933. — *The London Clay Flora*, British Museum, London, 561 p.

REITSMA, T., 1970. — Pollen morphology of the Alangiaceæ, *Rev. Palaeobot. and Palynol.* 10 (4) : 249-332.

ROUBAULT, M., 1973. — *La dérive des continents*, Presses Univ. France, 150 p.

SALAM SAYADI, 1974. — Les bois fossiles du Miocène de la région de Konkuteli (département d'Antalya, Turquie), *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 278 ; 3067-3068.

SALARD, M., 1974 a. — Grains de pollen tertiaires du Cameroun rapportés à la famille des Bombacacées, *Rev. Gen. Bot.* 81 ; 359-367.

SALARD, M., 1974 b. — Pollens tertiaires du Cameroun rapportés à la famille des Hippocratéacées, *Pollen et Spores* 16 : 499-506.

SAUER, W., & EHRENOORFER, F., 1970. — *Osterr. Bot. Z.* ; 118.

SCHUSTER, 1972. — Continental movements " Wallace line " and Indo malayan-Australasian dispersal of land plants: some eclectric concepts, *Bot. Rev.* 38 : 3-86.

SIMPSON, C. J., 1953. — *The major features of Evolution*, 434 p., Columbia Univ. Press. New-York.

SMITH, A. C., 1970. — *The Pacific as a key to flowering plant history*, Univ. Hawaï, Harold L. Lyon Arboretum Lecture 1, 26 p.

SMITH, A. C., 1971. — An appraisal of the orders and families of primitive extant angiosperms, *Indian Bot. Soc. Golden Jubilee* 50A : 215-226.

SMITH, A. C., 1973. — Angiosperm evolution and relationship of the floras of Africa and America, *in* B. J. MEGGERS, A. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH, *Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America : A Comparative reviews* : 49-61 Smithsonian Inst. Press, Washington, D.C.

SOEPADMO, E., 1972. — Fagaceæ, *Flora Malesiana* 7.

STEBBINS, G. L., 1950. — *Variation and Evolution in Plants*, Columbia Univ. Press, New-York, 643 p.

STEENIS, C. G. G. J. VAN & VAN BALGOOY, 1966. — *Pacific Plant Areas* 2, suppl. 5.

SUC, J. P., 1974. — Analyse pollinique de la brèche ossifère du Lazaret de Sete, Pleistocène inférieur, *Géol. médit.* : 105-110.

TAKHTAJAN, A., 1969. — *Flowering plants. Origins and dispersal* (Traduct. C. JEFFREY), 310 p., Oliver and Boyd, Edinburgh.

TARLING, D. H., 1972. — Another Gondwanaland, *Nature* 238 : 92-93.

TESLENKO, A. V., GOLBERT, A. V. & POLIAKOVA, I. D., 1966. — The routes of dispersal of the most ancient angiosperms in western Siberia, *Bot. Zuhrn.* : 801-804.

VAKHRAMEEV, V. A., 1964. — Jurassic and early Cretaceous floras of Eurasia and the paleofloristic provinces of this period, *Trans. Geol. Inst. Akad. Sc. U.S.S.R.* 102 : 1-261.

VAKHRAMEEV, V.A., 1966. — Jurassic floras of the U.S.S.R., *The Paleobotanist*: 118-123.

VAN CAMPO, M., 1963. — Quelques réflexions sur les pollens de Sindora, *Grana palynologica* 4 (3) : 361-366.

Van Campo, M., 1975. — Pollen analyses in the Sahara, *South Meth. Univ. Press Dallas* : 45-64.

Walker, J. W., 1971. — Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the Annonaceæ, *Contrib. Gray Herb.* 202 : 1-132.

Wegener, A., 1924. — *The origin of continents and oceans*, London.

Wolfe, J. A., 1969. — Paleogene floras from the Gulf of Alaska regions, *U. S. Geol. Surv.*

Wolfe, J. A., 1972. — An interpretation of Alaskan Tertiary floras *in* A. Graham, *Floristics and Paleofloristics of Asia and Eastern North America* : 201-233, Elsevier Publ. Co., Amsterdam.

Wolfe, J. A., 1975. — Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary, *Ann. Missouri Bot. Gard.* 62 : 264-79.

Wolfe, J. A., Doyle, J. A. & Page, V. M., 1975. — The bases of Angiosperm phylogeny: Fossil evidence, *Ann. Miss. Bot. Gard.* 62 : 801-824.

LE GENRE CINCINNOBOTRYS Gilg (MÉLASTOMATACÉES)

H. Jacques-Félix

Jacques-Félix, H. — 3.12.1976. Le genre Cincinnobotrys Gilg (Mélastomatacées), *Adansonia*, ser. 2, 16 (3) : 355-377. Paris. ISSN 0001-804X.

Résumé : Les genres *Bourdaria*, *Haplophyllophorus*, *Gravesiella* et *Primularia* sont mis en synonymie avec le genre *Cincinnobotrys* qui compte maintenant les espèces suivantes : *C. oreophila* Gilg, *C. acaulis* (Cogn.) Gilg, *C. felicis* (A. Chev.) Jac.-Fél., *C. pulchella* (Brenan) Jac.-Fél., *C. speciosa* (A. & R. Fern.) Jac.-Fél. et *C. letouzeyi* Jac.-Fél.

Abstract: The genera *Bourdaria*, *Haplophyllophorus*, *Gravesiella* and *Primularia* are merged into the genus *Cincinnobotrys* which now consists in: *C. oreophila* Gilg, *C. acaulis* (Cogn.) Gilg, *C. felicis* (A. Chev.) Jac.-Fél., *C. pulchella* (Brenan) Jac.-Fél., *C. speciosa* (A. & R. Fern.) Jac.-Fél. and *C. letouzeyi* Jac.-Fél.

Henri Jacques-Félix, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

La connaissance des *Cincinnobotrys* ne s'est affirmée que lentement en raison de la dispersion et de la pauvreté de leurs populations. Le genre a été établi par E. Gilg, en 1897, sur une petite espèce épiphyte, acaule, à feuille solitaire et fleurs tétramères, récoltée par F. Stuhlmann dans les Mts Oulougourou, vers 1600 m d'altitude. Dans sa monographie de 1898, E. Gilg conservait dans le genre *Amphiblemma* une espèce d'Angola, de même type biomorphologique, mais à fleurs pentamères, nommée antérieurement *A. acaule* par A. Cogniaux. Un second *Cincinnobotrys* fut décrit en 1908 par E. de Wildeman sur une plante très voisine de l'*A. acaule*, mais récoltée au nord du Zaïre par F. Seret. Hormis une révision de E. Gilg (1921), où il plaçait aussi *A. acaule* A. Cogn. dans le g. *Cincinnobotrys*, ce ne fut qu'en 1932 qu'un nouvel élément vint s'ajouter avec une récolte que nous avions faite en Guinée. A. Chevalier en fit le g. *Bourdaria*, se distinguant des *Cincinnobotrys* par les fleurs fasciculées et les étamines nettement appendiculées. En 1953, après un examen d'ensemble des *Sonerileæ* africaines, J. P. M. Brenan établit le g. *Primularia* sur une récolte faite en Tanzanie du sud-est par W. Eggeling. Parallèlement il distingue pour les *Amphiblemma acaule* Cogn. et *A. seretii* De Wild., une section *Haplophyllophora*, qui sera portée au rang de genre par A. & R. Fernan-

DES, en 1972. Ajoutons que ces deux auteurs avaient antérieurement créé le g. *Gravesiella* (1960), pour une récolte de même type biomorphologique, faite en Tanzanie par J. E. PROCTER.

Enfin, en 1975, R. LETOUZEY découvrait au Cameroun une plante semblable aux précédentes par son aspect général, mais pouvant s'en distinguer, par une appréciation stricte de ses caractères, comme genre de même valeur. Une telle prolifération de genres monospécifiques devenait préoccupante et la question méritait d'être reconsidérée. N'est-il pas plus probable, en effet, que ces plantes de même biomorphologie présentent aussi des caractères communs justifiant leur rassemblement dans un seul genre, alors que les caractères différentiels invoqués n'ont qu'une valeur spécifique?

APPAREIL VÉGÉTATIF

Tous les *Cincinnobotrys* sont vivaces, épiphytes ou épilithes, de faible développement, fixés au substrat par un rhizome, tubérisé ou non, plus rarement par une petite souche napiforme portant une tige dressée.

ACAULIE : Chez les espèces autres que le *C. felicis*, chaque axe ne produit souvent par saison qu'une seule cyme et une seule feuille, dont c'est le bourgeon axillaire qui reprend la croissance. L'entrenœud est immédiatement radicant, souvent tubérisé; il varie de quelques millimètres à 1 cm, rarement plus, sous l'action de conditions diverses, dont, peut-être, une modification de niveau du substrat. Le rhizome ainsi formé est sympodial, souvent moniliforme, de croissance lente, se désagrège finalement sur sa partie proximale et la plante est bien pratiquement acaule. En réalité, à la base de cet entrenœud feuillé-florifère, existe aussi le premier nœud d'empattement, souvent dormant et non feuillé, parfois actif. Ainsi *C. oreophila*, *C. pulchella*, plus rarement *C. speciosa*, peuvent produire de deux à trois feuilles en rosette. Parfois aussi, certains spécimens de *C. oreophila* se rapprochent du type caulinaire en ce que plusieurs feuilles sont nettement espacées sur l'axe florifère (Pl. 4), mais ce pédoncule se détruit et la sympodie se rétablit sur l'un des nœuds inférieurs. Chez *C. acaulis*, lorsque l'entrenœud atteint par exception une certaine longueur, il semble que la sympodie reparte sur le nœud d'empattement, de sorte que le tubercule serait, sinon permanent, du moins pluri-annuel et sans allongement notable.

RAMIFICATION, TUBÉRISATION, PROPAGATION VÉGÉTATIVE : Chez toutes ces espèces, le bourgeon situé à la base de l'entrenœud feuillé-florifère est également susceptible de produire un rameau latéral. Le *C. acaulis*, dont les rameaux ainsi formés se tubérisent et se détachent tôt du pied mère, se présente toujours par pieds isolés. Chez *C. letouzeyi* et *C. speciosa* les rameaux sont peu nombreux, aussitôt radicants, rapidement autonomes et finissent par former des pieds séparés. Cet aspect est encore plus accusé

hez *C. oreophila*, dont la végétation est trés active et permanente. Non seulement chaque axe peut porter plusieurs feuilles, mais les rameaux sont souvent nombreux et forment un complexe rhizomorphique de plusieurs feuilles, cymes et tubercules. En outre, ces rhizomes restent actifs assez longtemps et des feuilles ou cymes solitaires peuvent apparaître sur des bourgeons latents situés assez bas. Ces espèces ont donc faculté de se propager et de se disperser par voie végétative, ce qui leur permet de coloniser leurs habitats. C'est ainsi que plusieurs collecteurs les signalent comme étant très abondantes dans leurs stations. Chez trois d'entre elles, *C. acaulis*, *C. speciosa* et *C. oreophila*, les tubercules sont globuleux, de consistance cornée, et sont vêtus d'un indument étoilé dont nous reparlerons.

UNICAULIE : Chez le *C. felicis* le mode de croissance est différent. Après les premiers stades assez semblables aux précédents, la tige se dresse verticalement sur la base épaissie plaquée au substrat. La croissance saisonnière est de quelques feuilles en rosette et de quelques cymes sessiles, axillaires et terminales, de sorte que la tige acquiert d'emblée son diamétre définitif et son aspect noduleux. L'allongement est très lent, une tige de 8 à 10 cm peut être âgée d'une vingtaine d'années. Ces petites plantes se ramifient parfois, soit dès la base sur la souche, soit en tête, aux approches de la sénescence. Toutefois ces rameaux restent courts et c'est l'unicaulie qui est caractéristique. Bien que cela apparaisse mal, la croissance est certainement sympodiale, ainsi que l'implique la position apicale des fleurs.

ANISOPHYLLIE, ABLASTOPHYLLIE, HAPLOPHYLLIE : L'anisophyllie est fréquente à divers degrés chez plusieurs genres de la famille. Nous l'avons notée chez les *Amphiblemma* et surtout chez *A. heterophyllum*. Cette dégradation de l'une des deux hélices foliaires est encore plus accusée chez nos *Cincinnobotrys*, avec ablastie des feuilles seulement représentées par des rudiments scarieux plus ou moins évidents, caducs ou longtemps tenaces sur les rhizomes, ou bien encore présents sur les pédoncules floraux.

Cette ablastie d'une hélice foliaire, indépendante de l'acaulie, est donc constante chez toutes nos espéces et apparaît comme un caractére fondamental du genre.

Quant á l'haplophyllie, elle n'est significative que pour chaque axe considéré; sinon elle n'aurait pas de sens sur les sympodes ramifiés, dont les bourgeons sont parfois très rapprochés. Même ainsi strictement comprise elle est plutôt circonstancielle qu'absolue. Apparemment constante chez *C. acaulis* et *C. letouzeyi*, elle est seulement fréquente chez les autres espèces et *C. felicis* est normalement plurifolié sur les sujets adultes.

Les caractères foliaires sont intéressants pour la spéciation. Le pétiole est généralement long et grêle, variable et parfois assez bref chez *C. acaulis*; le limbe est souvent ovale-cordé, plus rarement lancéé ou lancéolé, l'indument en est variable; la nervation acrodome varie de trois á onze nervures; les marges sont au moins denticulées-ciliées et souvent biserretées.

INFLORESCENCES

Les cymes sont terminales ou sommitales, solitaires ou fasciculées par deux ou trois, parfois latérales sur des nœuds non feuillés chez *C. oreophila.* Sauf chez *C. felicis* le pédoncule est long, grêle, souvent pourvu de quelques rudiments foliaires. Ceux-ci ont valeur de bractées vers le haut, mais, vers le bas, on reconnaît qu'il s'agit des membres de l'hélice foliaire avortée à ce qu'ils sont opposés parfois à leur homologue limbifère (Pl. 4). Les cymes unipares sont diversement disposées : bifurquées et compactes chez *C. acaulis*; simples et scorpioïdes ou ombelliformes chez *C. speciosa, C. oreophila* et *C. pulchella*; subpaniculées chez *C. letouzeyi.* L'arrangement est trés différent chez *C. felicis,* dont les fleurs sont longuement pédicellées, et fasciculées. Les cymes sont donc strictement sessiles, multipares, sommitales et terminales sur les pieds vigoureux qui peuvent porter jusqu'à une trentaine de fleurs. Elles laissent des cicatrices qui ajoutent à l'aspect noduleux des tiges. Ce type de floraison ne doit pas être confondu avec celui des espèces dont les cymes pédonculées sont réduites à une seule fleur.

FLEUR

Les fleurs sont toujours petites, sauf par la corolle qui est parfois bien développée. Le réceptacle est largement campanulé, rarement urcéolé. Le calice peut donner quelques caractéres selon qu'il est seulement sinué, ou que les lobes sépalaires sont plus nettement dentiformes à triangulaires. Les pétales sont largement insérés, souvent asymétriques.

La tétramérie est presque générale. Seul *C. acaulis* est régulièrement pentamère et *C. pulchella* est variablement l'un ou l'autre sur une même petite population.

Étamines : Certains caractéres staminaux sont d'un intérêt majeur pour définir le genre dans son unité et son originalité; d'autres n'ont qu'une bonne valeur spécifique. Le dimorphisme des étamines, ou plus exactement leur inégalité par réduction du verticille interne, peut varier très largement. Pratiquement nul chez *C. pulchella,* il est plus évident chez d'autres espèces et peut aller jusqu'à la disparition du verticille interne, à ce point que, chez *C. speciosa,* des fleurs sont diplostémones et d'autres monostémones. De telles variations d'un caractére habituellement très qualificatif, sont à noter pour la compréhension du genre.

La morphologie staminale ne peut donc être estimée que d'aprés les étamines épisépales, les seules dont les caractères, surtout ceux du connectif et de ses appendices, soient accomplis. Nous noterons alors que les anthères sont constamment portées sur un pédoconnectif, dont la base est plus ou moins différenciée. Parfois le connectif est seulement épaissi en coussinet, obscurément bituberculé en avant, bosselé en arriére et peu différent d'un

verticille à l'autre. Précisons qu'un meilleur développement de la plante, chez une même espèce, fait passer les deux tubercules frontaux en un lobe unique, émarginé ou non. Chez *C. pulchella* le pédoconnectif est bien dégagé et porte deux auricules frontales; chez *C. letouzeyi* et *C. felicis*, les appendices sont plus franchement développés de part et d'autre. Ce sont surtout ces détails qui avaient servi à distinguer nos espèces en autant de genres monospécifiques. Ils suffisent d'autant moins qu'ils sont assez variables.

Les anthères sont souvent oblongues, lancéolées chez *C. acaulis* et *C. letouzeyi*, remarquablement atténuées chez *C. speciosa*. Le pore est généralement très apical, sauf chez *C. pulchella*, où il est apico-frontal.

L'OVAIRE est formé de loges courtes, profondément incluses, et d'une couronne épigyne plus ou moins développée dès l'anthèse. Cette couronne, typique des *Sonerileæ*, n'est pas une simple émergence, mais exactement la marge périphérique libre de l'ovaire. Dans le cas général de nos *Cincinnobotrys*, au stade de la préfloraison, les anthères prennent place, côte à côte, en position plutôt épigyne, dans le logement continu, ménagé entre la paroi du réceptacle et la couronne, qui se trouve ainsi plus ou moins repoussée vers le centre. Aussi, quand nous disons que telle espèce a un ovaire adhérent sur toute sa hauteur, nous entendons qu'il s'agit seulement de la partie fertile. C'est le cas des différentes espèces, sauf *C. speciosa* dont les logements staminaux atteignent la base du réceptacle.

Vertex et couronne épigyne évoluant au cours du développement, il est plus commode de les observer sur le fruit. Chez *C. acaulis*, le vertex reste plan ou peu déprimé et fait un angle brusque avec la couronne membraneuse qui s'accroît, ainsi que le réceptacle, et reste incluse ou peu saillante. La paroi des loges est membraneuse, fragile; la déhiscence loculicide est parfois complétée de fentes intermédiaires et n'inclut pas la couronne. Chez *C. pulchella*, les caractères sont identiques, sauf la partie libre du réceptacle et la couronne qui sont beaucoup plus courtes. Chez *C. oreophila*, les loges sont saillantes sur la partie moyenne du vertex qui est 4-mamelonné; la déhiscence est loculicide, ou se fait par déchirure de la paroi membraneuse et n'inclut pas non plus la couronne qui atteint ou dépasse légèrement la marge du réceptacle. Chez *C. letouzeyi*, les loges atteignent le rebord du réceptacle, le vertex est déprimé et forme un angle brusque avec la couronne nettement saillante. Chez *C. speciosa*, les loges forment un angle aigu à la périphérie et le vertex cratériforme est en continuité avec la couronne accrescente et exserte; la déhiscence est loculicide et inclut la couronne. Enfin, chez *C. felicis*, les loges ont une accrescence périphérique et la couronne forme seulement la marge aiguë de l'ovaire concave.

Le style est linéaire, à stigmate finement capité; conforme chez les différentes espèces, il ne varie que par ses dimensions.

Les placentas sont sessiles ou protubérants, stipités seulement chez *C. pulchella* (d'après G. E. WICKENS), de même longueur que l'axe, ou légèrement remontés vers le haut chez *C. oreophila*, ou nettement déplacés sur le vertex chez *C. felicis*.

GRAINES : Les graines sont petites, oblongues à largement obcunées, lisses ou finement papilleuses, non funiculées ou avec funicule fragile, non ou modérément appendiculées au sommet par l'expansion du raphé. Il y a donc quelques petites différences spécifiques.

INDUMENT

Aucun *Cincinnobotrys* n'est strictement glabre. L'indument peut être formé de trois éléments : 1° des poils glanduleux courts, seulement visibles à fort grossissement; 2° des poils sétacés ou capités, souvent en mélange et en proportion variable sur les organes végétatifs. Les poils glanduleux sont plus fréquents ou exclusifs sur les organes préfloraux et floraux; 3° des poils étoilés sur les rhizomes tubérisés de *C. acaulis*, *C. speciosa* et *C. oreophila.* Ce sont d'abord des soies simples ou bifurquées, pluri-cellulaires et dont le développement en étoile est manifestement en rapport avec la tubérisation.

STRUCTURE CAULINAIRE[1]

La tubérisation des rhizomes porte exclusivement sur la partie médullaire dont le contenu est apparemment mucilagineux; le bois n'est formé que de quelques faisceaux espacés, sans anneau fibreux continu; l'écorce ne présente elle-même aucun élément de sclérenchyme. La structure est adesme : on n'observe de faisceaux anormaux, ni dans la moelle ni dans l'écorce.

AFFINITÉS

Considérer comme genre chacune de nos espèces de *Cincinnobotrys*, reviendrait à dire qu'elles ont des apparentements respectifs aussi variés parmi les *Sonerileæ* et que leurs caractéres biomorphologiques communs sont secondaires, convergents, et résultent d'une adaptation à un même type d'habitat. Il est plus probable que ces quelques espèces sont toutes issues d'une même souche ancestrale et que leur diversité relative est due à l'isolement des populations.

Avant de rechercher les affinités africaines, il y a lieu de voir si des rapports existent avec les *Gravesia*, en raison de convergences biomorphologiques étroites avec plusieurs des espèces de ce grand genre malgache de *Sonerileæ*.

1. Je remercie M[lle] M. CHALOPIN qui a fait ces observations.

Selon H. Perrier[1] les caractères essentiels du g. *Gravesia* sont : étamines égales, anthères souvent avec un éperon dorsal, sans pédoconnectif proprement dit; quand d'autres appendices existent, ils sont latéraux, jamais frontaux; placentas généralement stipités. Mais ce genre est hétérogène, sans que H. Perrier ait pu le diviser, en raison de caractères indépendants qui font que si telle espèce se distingue par l'un d'eux, elle se rattache au genre par tous les autres. Ainsi ce même auteur indique que quelques espèces ont des étamines légèrement inégales; d'autres ont un bref prolongement axial du connectif; d'autres sont biappendiculées. D'après nos examens, plusieurs de ces espèces marginales n'ont guère de rapports avec nos *Cincinnobotrys*, tel *Gravesia retracticauda*, dont les anthères sont exactement sagittées et les lobes formés par la base stérile des sacs polliniques. Chez *G. biauriculata*, plus proche de nos espèces, le connectif est bien un peu prolongé, mais il est canaliculé sur le devant et les auricules, peu prononcées, sont formées par extension latérale de l'ergot dorsal, comme cela est souvent le cas, de manière plus évidente, chez beaucoup de *Gravesia*. De telles étamines sont très comparables à celles du verticille interne de certains spécimens appauvris de *Cincinnobotrys oreophila* (Pl. 4), mais alors que chez *Gravesia* les étamines sont identiques par la médiocrité de leurs appendices, chez *C. oreophila* les étamines externes sont plus évoluées et appendiculées. Quant au *C. pulchella*, également très proche, y compris par ses placentas stipités, il se distingue du fait que les étamines des deux verticilles sont également évoluées par leur pédoconnectif porteur de deux auricules frontales.

A dire vrai, ces différences entre certains *Gravesia* et certains *Cincinnobotrys* sont bien faibles. Ce n'est que par une appréciation de la tendance évolutive des caractères chez les deux groupes que l'on peut les délimiter. Nous constatons alors qu'il n'y a jamais de pédoconnectif avec appendice antérieur chez les *Gravesia*, alors que chez les *Cincinnobotrys* il y a une évolution qui va du pédoconnectif peu différencié aux pédoconnectifs nettement appendiculés à l'avant ou sur les deux faces. De même, si l'inégalité des étamines est exceptionnelle chez les *Gravesia*, elle tend à s'accentuer jusqu'à la disparition du verticille interne chez les *Cincinnobotrys*.

Parmi les *Sonerileæ* africaines, les meilleures affinités s'établissent avec le g. *Amphiblemma* par le *C. acaulis*, régulièrement pentamère et dont les étamines ne diffèrent que par une forte réduction du verticille interne. Puis l'enchaînement se fait avec *C. oreophila* et *C. speciosa*, ces trois espèces ayant en commun un même type d'indument étoilé, qui vaut bien n'importe quel caractère floral. On peut citer ensuite *C. letouzeyi* et enfin *C. pulchella* et *C. felicis*, géographiquement écartés du noyau principal et respectivement bien distincts par des caractères floraux ou végétatifs.

En conclusion, les *Cincinnobotrys* constituent un phylum miniaturisé, avec modifications qualitatives telles l'acaulie, l'ablastophyllie d'une hélice, l'haplophyllie fréquente, la tétramérie, la réduction d'un verticille staminal, la fragilité des capsules, les graines peu ou pas appendiculées.

1. *Mém. Acad. Malgache* 12 : 61 (1932).

CHOROLOGIE (fig. 1)

Les *Cincinnobotrys* sciaphiles pourraient trouver des conditions climatiques et microclimatiques favorables sur de vastes territoires africains, si leur manque absolu de compétitivité ne les confinait en quelques stations refuges, souvent très dispersées et étroitement localisées sur les aires d'extension. *C. oreophila* et *C. speciosa* seulement sont des microthermes orophiles, les autres espèces n'étant que collinéennes ou submontagnardes.

Une fécondité médiocre, des semences sans dispositif facilitant le transport, des populations restreintes sur des habitats compartimentés, font que ces espèces sont mal armées pour de vastes extensions. C'est vraisemblablement le ruissellement, sauf pour *C. oreophila*, qui est le meilleur agent de dispersion, y compris pour les tubercules.

Toutes les aires spécifiques sont largement séparées, sauf celles des *C. oreophila* et *C. speciosa* qui se superposent dans une petite région sud-équatoriale de la Chaîne orientale, centrée sur le Rouanda et le Bouroundi, avec quelques stations sur les territoires voisins, Ouganda, Tanzanie, Zaïre. En outre, *C. oreophila* a une aire disjointe sur les Monts Oulougourou et Oukagourou, à l'est de la Tanzanie.

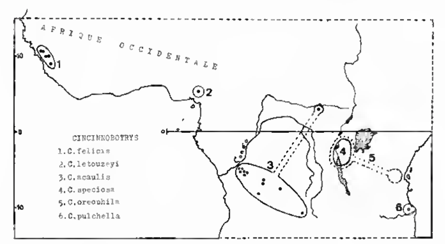


Fig. 1. — Aires des Cincinnobotrys : la localisation des récoltes de *C. oreophila* et *C. speciosa* n'est pas représentée.

C. pulchella est également une espèce afrorientale, qui n'est connue jusqu'alors que d'une seule station dans le SE de la Tanzanie.

L'aire principale de *C. acaulis*, malgré la dispersion des quelque dix stations inventoriées, est relativement cohérente et correspond à la zone de transition des forêts décidues angolanes, « souvent sur sable du Kalahari », et des forêts congolaises. Une station tout à fait isolée, vraisemblablement relictuelle, a été reconnue dans le Uélé, au nord du Zaïre.

Les deux autres espèces sont occidentales d'hémisphère nord. *C. letouzeyi* n'est connue que d'une station du Cameroun occidental, dans les dernières forêts de mousson de la région de Mamfé. *C. felicis* est la *Sonerileæ* africaine la plus septentrionale, car elle s'observe hors des dernières forêts qui abritent *Amphiblemma cymosum*. Outre la station de Sierra Leone nous l'avons observée ou récoltée en quatre localités : galeries forestières de deux affluents du Konkouré et gorges gréseuses du Benna. Manifestement, elle manque dans bien des stations que l'on pourrait croire propices.

Bien que l'on puisse supposer que des stations nous restent méconnues, les aires, telles qu'elles sont représentées sur notre carte, sont probablement exactes. L'aire transcontinentale du genre est assez remarquable, avec une relative prédominance orientale au bénéfice de deux espèces montagnardes.

CONCLUSIONS

Le g. *Cincinnobotrys*, ainsi que nous le comprenons, est formé d'espèces bien distinctes, mais vraisemblablement homogènes quant à leur origine génétique. Si nous l'avons rapproché des *Amphiblemma*, c'est cependant un genre bien individualisé, dont les caractères morphologiques et chorologiques attestent d'une certaine ancienneté. Ancienneté d'adaptation à des habitats particuliers peu répandus; ancienneté historique antérieure aux migrations qui en ont régulièrement étalé les représentants de la Guinée à la Tanzanie.

CINCINNOBOTRYS Gilg

in ENGL. & PRANTL, Pflanzenfam. Nachtr. 3, 7 : 265 (1897); Mon. Afr. 2, Melast. : 30, *tab. 6, fig. A* (1898).
— *Amphiblemma* COGN., Bol. Soc. Brot. 11 : 89 (1893), *p.p.*, *tant. A. acaule.*
— *Amphiblemma* sect. *Haplophyllophora* BRENAN, Kew Bull. 8 : 86 (1953).
— *Bourdaria* A. CHEV., Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. 2, 4 : 681, *tab.* : 683 (1932).
— *Primularia* BRENAN, Kew Bull. 8 : 88 (1953).
— *Gravesiella* A. & R. FERN., Bol. Soc. Brot., ser. 2, 34 : 69, *tab. 9* (1960); *loc. cit.* 43 : 300 (1969), *descr. ampl.*
— *Haplophyllophorus* (BRENAN) A. & R. FERN., Bol, Soc. Brot., ser. 2, 56 : 70 (1972).

ESPÈCE-TYPE : *C. oreophila* Gilg, Tanzanie.

CLÉ DES ESPÈCES

1. Cymes pédonculées; plantes acaules; rhizomes ± tubérisés, simples ou divisés; normalement une seule feuille (rarement 2-3) et une seule cyme (rarement 2-3) par axe.
   2. Feuilles largement ovales-cordées; 7-9 (-11-13) nervures.
      3. Plantes menues, env. 5-7 cm; feuilles 1 à 3, pétiole env. 1 cm, marges finement denticulées; pédoconnectif avec 2 auricules frontales; réceptacle avec soies éparses; couronne épigyne incluse... *G. pulchella*

3'. Plantes souvent plus développées, 12-20 cm; pétioles variables, de 1 à 20 cm; marges foliaires souvent biserretees; pédoconnectif diversement appendiculé, jamais bi-auriculé.

4. Fleurs 5-mères; cymes bifurquées, compactes; réceptacle densément sétuleux; lobes du calice étroitement triangulaires, sétuleux sur leur face interne; étamines très inégales, les externes avec pédoconnectif arqué et prolongé d'un appendice frontal; couronne épigyne à marge rectiligne atteignant le rebord du réceptacle .... *C. acaulis*

4'. Fleurs 4-mères; cymes généralement simples; lobes du calice glabres sur leur face interne; étamines externes à pédoconnectif court, diversement épaissi ou appendiculé.

5. Huit étamines à anthère obtuse, ± inégales entre les deux verticilles; pédoconnectif des etamines externes épaissi ou faiblement appendiculé sur les 2 faces; fruit cupulé, vertex 4-mamelonné; couronne épigyne peu lobée, atteignant ou ne dépassant guère le rebord du réceptacle .... *C. oreophila*

5'. Quatre ou huit étamines : les externes à anthère atténuée-rostree, pédoconnectif élargi en anneau subconique, à marge libre; les internes réduites ou absentes; fruit campanulé, vertex cratériforme; couronne profondément 4-lobée, saillante hors du réceptacle .... *C. speciosa*

2'. Feuilles lancéolées, parfois arrondies à la base; 5 (-7) nervures; étamines externes avec appendice frontal émarginé et ergot dorsal bien développé; couronne épigyne 4-lobée, saillante hors du réceptacle .... *C. letouzeyi*

1'. Fleurs fasciculées, longuement pédicellées; plante à petite tige noduleuse, dressée sur une base épaissie; étamines appendiculées sur les 2 faces; couronne épigyne réduite à la marge aiguë de l'ovaire .... *C. felicis*

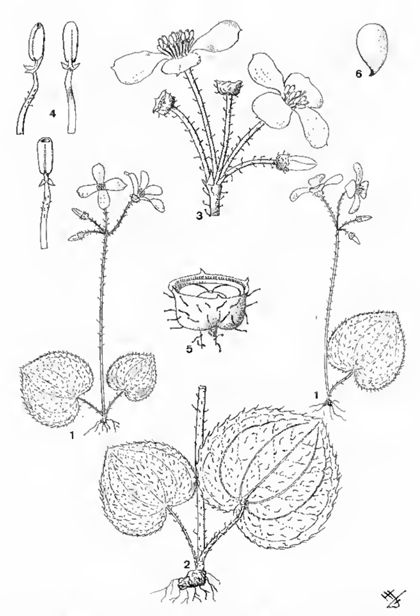
Cincinnobotrys pulchella (Brenan) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Primularia pulchella* Brenan, Kew Bull. 8 : 88 (1953); Jacques-Félix, Icon. Pl. Afric. 3, *tab. 69* (1955); Wickens, Fl. E. Trop. Afr., Melast. : 66, *tab. 16* (1975).

Type : *Eggeling 6041* (holo-, K!).

Petite herbe de 8 à 9 cm; rhizome court; une à trois feuilles et une cyme. Feuille à pétiole de 0,5 à 1 cm, avec quelques poils mous étalés; limbe largement ovale-cordé, jusqu'à 2,4 × 2,8 cm, apex obtus, rarement et obscurément acuminé; soies molles éparses sur les deux faces; 7 (-9) nervures ascendantes, saillantes en dessous, les transversales lâches; marges subentières à lâchement denticulées-ciliées.

Cyme 2-6-flore, ombelliforme; pédoncule grêle, de 4 à 6 cm, avec poils épars étalés, sétacés ou capités-glanduleux. Fleur à pédicelle grêle, env. 10 mm, furfuracé à glanduleux; réceptacle cupuliforme avec poils capités épars, marge cilio-glanduleuse, subentière; lobes sépalaires dentiformes. Corolle relativement grande, rose; pétales obovales, légèrement dissymétriques, 6 × 7 mm. Étamines égales et homomorphes; anthère oblongue, 1,5 mm; pédoconnectif bien précis, porte en avant deux auricules de 0,3 mm; filet de 2,5 mm. Ovaire court, adhérent au réceptacle sur toute la hauteur



Pl. 2. — **Cincinnobotrys pulchella** (Brenan) Jac.-Fél. : **1**, plante entière × 1 (les autres espèces sont figurées aux 2/3 de leurs dimensions); **2**, base feuillée × 2; **3**, sommité fleurie × 2; **4**, étamine de profil, dos et face × 6; **5**, capsule × 4; **6**, graine × 24. (*Eggeling 6041*). — Repris et adapté des *Icon. Pl. Afric.*, 3, *tab. 69* (1955).

des loges, déprimé au sommet avec une couronne périphérique étroite, entière, ciliolée; style de 3 mm, épaissi et un peu sigmoïde, éparsément glanduleux; stigmate capité; placentas brièvement stipités (d'après G. E. WICKENS, *loc. cit.*).

Fruit peu différencié, cupuliforme, 2 × 3 mm; vertex de l'ovaire légérement déprimé au centre; couronne atteignant ou ne dépassant guère le rebord du réceptacle. Graines de 0,3 mm, obovoïdes, sans expansion aérifère, lisses à finement papilleuses.

OBSERVATIONS : Cette petite espèce est bien distincte par ses étamines égales, auriculées.

TANZANIE : *Eggeling 6041*, district de Lindi, plateau Rondo, sur paroi moussue en forêt, vers 1000 m alt., fév., K.

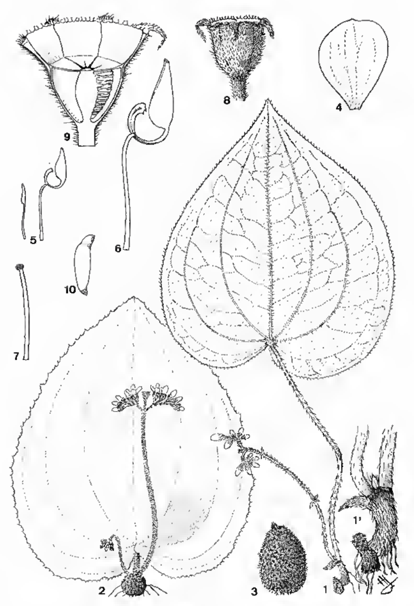
Cincinnobotrys acaulis (Cogn.) Gilg

Pflanzenw. Afr. 3, 2 : 757 (1921).
— *Amphiblemma acaule* COGN., Bol. Soc. Brot. 11 : 89 (1893); GILG, Mon. Afr. 2, Melasi. : 29 (1898); BRENAN, Kew Bull. 8 : 87 (1953); A. & R. FERN., Conspect. Fl. Angol. 4 : 164 (1970).
— *A. acaule* COGN. var. *brevipes* BRENAN, Kew Bull. 8 : 87 (1953).
— *Haplophyllophorus acaulis* (COGN.) A. & R. FERN., Bol. Soc. Brot., ser. 2, 46 : 70 (1972).
— *H. acaulis* var. *brevipes* (BRENAN) A. & R. FERN., *loc. cit.*
— *Cincinnobotrys seretii* DE WILD., Ann. Mus. Congo, ser. 5, 2 : 330, *tab. 89* (1908); type : *Seret 645*, Zaïre.
— *Amphiblemma seretii* (DE WILD.) BRENAN, Kew Bull. 8 : 88 (1953).
— *Haplophyllophorus seretii* (DE WILD.) A. & R. FERN., Bol. Soc. Brot. ser. 2, 46 : 71 (1972).

TYPE : *Marques 211* (holo-, BR!).

Plante par pieds isolés, formée d'un rhizome court, d'une seule feuille et d'une seule cyme. Entrenœud annuel très court ou jusqu'à 1 cm, radicant, puis tubérisé, globuleux, avec poils étoilés denses; produisant parfois des tubercules latéraux caducs. Feuille (rarement une autre de deuxième génération sur un autre point végétatif) largement ovale-cordée; pétiole de 1 à 10 cm, à soies réfléchies ou à poils plus courts, très denses et hérissés, parfois poils capito-glanduleux en mélange; limbe jusqu'à 9 × 10 cm, souvent un peu asymétrique, trés cordé à la base, obtus ou obscurément acuminé; indument variable, soies éparses sur les deux faces, plus denses sur les nervures à la face inférieure, ou pubescence dense; 7 nervures ascendantes, les submarginales quelque peu lobées vers le haut, les transversales simples ou lâchement réticulées vers le haut; marges serretées-ciliées ou irrégulièrement biserretées.

Cyme solitaire, parfois suivie d'une deuxième également terminale, souvent plus courte que la feuille; pédoncule de 6 à 12 cm, avec poils plus lâches que sur le pétiole, également réfléchis sauf vers le haut, souvent avec quelques feuilles bractoïdes; toujours bifurquée; les deux rameaux sétuleux,



Pl. 3. — **Cincinnobotrys acaulis** (Cogn.) Gilg : **1**, plante entière × 2/3; **1'**, base grossie du précédent × 2; **2**, plante entière × 2/3; **3**, tubercule × 2; **4**, pétale × 6; **5**, étamine de chacun des verticilles × 6; **6**, étamine externe × 12; **7**, style × 6; **8**, jeune fruit × 4; **9**, fruit en coupe × 6; **10**, graine × 24. (1-1', *Marques 211*; 2-9, *Pauwels 1989*).

scorpioïdes, chacun avec cinq à six fleurs pédicellées, peu espacées. Fleur 5-mère, à pédicelle de 3 à 5 mm, sétuleux; réceptacle campanulé, sétuleux; lobes sépalaires étroitement triangulaires, longs de 1,5-2 mm, sétuleux aussi sur leur face interne. Corolle relativement courte; pétales 3 × 3,8 mm, obovales. Étamines en deux verticilles très inégaux. Les externes à anthère ovo-lancéée, de 1,5 mm; pédoconnectif de 1 mm, arqué et prolongé, en avant, d'un appendice de 1 à 1,2 mm, lamellé, obtus à tronqué et apiculé; filet de 2,5 mm. Les internes très réduites, 2,5 mm de longueur totale; anthère amorphe, de 0,8 mm. Ovaire adhérent sur presque toute la hauteur des loges occupant à peu près la demi-hauteur du réceptacle; couronne membraneuse, formée de cinq pièces imbriquées, marge rectiligne, cilio-glanduleuse. Style linéaire, de 4 mm; stigmate finement capité; placentas sessiles, légèrement protubérants, développés sur toute la hauteur de la loge.

Fruit campanulé, 4 × 5 mm; accrescence générale des différentes parties qui conservent leurs proportions : loges n'occupant guère que la demi-hauteur du réceptacle; couronne atteignant ou ne dépassant guère le rebord du réceptacle; vertex de l'ovaire plan ou légèrement déprimé, à paroi fine; déhiscence par des fentes loculicides, complétées de fentes intermédiaires; en fait la capsule est aisément déchirée; la couronne reste membraneuse, strictement périphérique et n'intervient pas dans la déhiscence. Graines oblongues, 0,5 mm; funicule court et fragile, vésicule apico-frontale relativement bien développée, égale au cinquième de la longueur totale.

Observations : C'est l'espèce la plus proche des *Amphiblemma* par ses fleurs pentamères et ses étamines fronto-appendiculées. Dans le g. *Cincinnobotrys* c'est l'une des espèces les plus régulièrement haplophylles. Il semble aussi que le tubercule soit parfois permanent par renouvellement des feuilles et cymes sans former d'entrenœud notable.

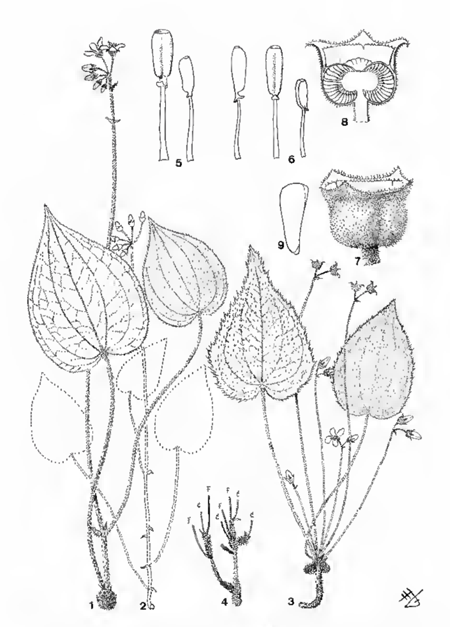
La variété basée sur le spécimen *Milne-Redhead 4348* n'est probablement qu'une forme stationnelle, car la longueur du pétiole, ainsi que l'indument, sont très variables.

Angola : *Marques 211*, Lunda : terr. Cahungula, berges du rio Lovua, vers 800 m alt. — Zaïre : *Callens 6*, Kisantou, janv.; *3180*, Kambangu, ravin humide et ombragé, fév.; *3269*, Kiwangala, sous-bois, fév.; *Compère 1259*, Thysville, pont sur la Mpioka, herbe collée contre le rocher, mars; *1683*, Thysville, Zundu, riv. Mpioka, croît sur les rochers près de l'eau, mars; *Germain 2076*, Mpese, galerie au bord de la Msele, avr.; *Pauwels 1989*, terr. Popokabaka, de Kingoma à Kimvula, herbe appliquée contre une paroi de sable rouge, mars; *Seret 645*, route de Runga à Poko, bord de rivière à l'ombre, août. — Zambie : *Milne-Redhead 4348*, Luakera Falls, nord de Mwinilunga, sur rocher humide et moussu en sous-bois, janv.

Cincinnobotrys oreophila Gilg

in Engl. & Prantl, Pflanzenfam. Nachtr. 3, 7 : 265 (1897); Mon. Afr. 2, Melast. : 30, *tab. 6*, *fig. A* (1898); Pflanzenw. Afr. 3 (2) : 757, *fig. 318 E* (1921); Jacques-Félix, Icon. Pl. Afric. 3 : *tab. 70* (1955); A. & R. Fernandes, Bol. Soc. Brot., ser. 2, 43 : 299, *tab. 10* (1969); Wickens, Fl. Trop. E. Afr., Melast. : 66, *tab. 17* (1975).

Type : *Stuhlmann 8804* (holo-, B†).

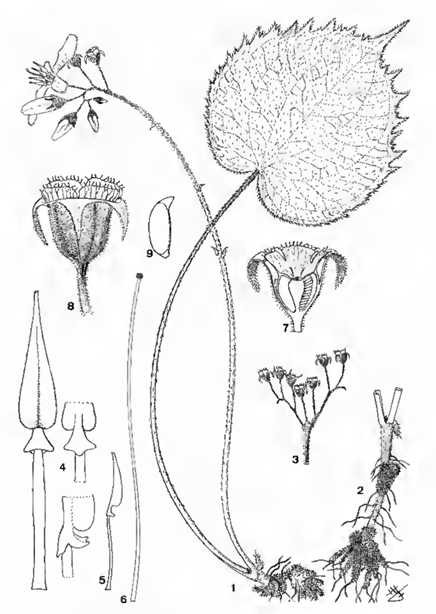


Pl. 4. — **Cincinnobotrys oreophila** Gilg : **1**, plante entière × 2/3; **2**, silhouette d'une plante entière × 2/3; **3**, plante entière × 2/3; **4**, rhizome ramifié × 2/3; **5**, étamine de chacun des verticilles × 6; **6**, étamine de chacun des verticilles × 6; **7**, fruit × 4; **8**, fruit en coupe × 4; **9**, graine × 24. (1-2, *Schlieben 2824*; 3, *Humbert 7465*; 6, *Staufer 1045*; 5, 7-9, *Troupin 14669*).

Herbe de 10 à 30 cm, rhizomateuse, sans tige dressée permanente, souvent en touffes lâches de plusieurs feuilles et cymes. Entrenœuds annuels de quelques millimètres à 2 cm, immédiatement radicants et formant des rhizomes durables, ramifiés en un complexe diversement linéaire avec soies simples, ou tubéreux avec poils étoilés, irrégulièrement moniliforme; d'abord cohérent, puis divisé en pieds distincts. Chaque axe produit saisonniérement de une à trois feuilles et de une à cinq cymes en rosette, auxquelles s'ajoutent parfois feuilles et cymes solitaires sur des points végétatifs latéraux; plus rarement deux á trois feuilles se succèdent sur l'axe floral avec des entrenœuds de 1 á 2 cm; ces tiges sont détruites et le sympode repart sur l'un des nœuds inférieurs. Feuille limbifère opposée à son homologue rudimentaire; pétiole grêle, de 5 à 15 (-22) cm, indument dense de soies réfléchies, avec ou sans poils capito-glanduleux; limbe de 3 $\times$ 4 cm à 8 $\times$ 12 cm, ovale, cordé, $\pm$ acuminé; glabrescent á régulièrement pubescent, avec quelques soies éparses, sur la face supérieure; plus denses et plus longues sur les nervures à la face inférieure; de 7 à 9 nervures ascendantes, finement saillantes en dessous, les submarginales lobées vers le haut, les transversales lâches, simples à subréticulées; marges serretées- ou biserretées-ciliées.

Cymes terminales, solitaires ou fasciculées par deux ou trois, ou axillaires subterminales, ou encore parfois sur des points végétatifs latéraux. Pédoncule de 5 à 20 (-30) cm, même indument que sur le pétiole; avec quelques rudiments foliaires, opposés parfois vers le bas á une feuille normale, bractoïdes vers le haut. Cyme unipare, simple, exceptionnellement bifurquée, de cinq (parfois réduite à une seule) à quinze fleurs pédicellées, diversement espacées ou contractées. Fleur à pédicelle grêle, de 4 á 8 mm, pubescent; réceptacle cupuliforme, densément pubescent à hérissé de poils courts, simples ou capito-glanduleux; lobes sépalaires largement triangulaires, longs de 0,5 mm, ou étroitement triangulaires et longs de 3 mm. Corolle rose ou blanche, relativement courte; pétales largement obovales, de 4,5 $\times$ 5 mm à 8 $\times$ 10 mm. Étamines inégales mais peu dissemblables, celles du verticille externe étant elles-mêmes peu différenciées. Étamines externes à anthère oblongue, tronquée, de 1,5 à 2 mm; pédoconnectif d'env. 0,3 mm, diversement épaissi en coussinet à la base, ou plus nettement appendiculé en avant et en arrière; filet de 2 à 3 mm. Étamines internes à anthère oblongue, tronquée, de 0,8 à 1,5 mm; pédoconnectif trés court, épaissi à la base, ou nul et connectif seulement avec un ergot trés réduit; filet de 2 à 2,8 mm. Ovaire court, partie fertile n'occupant que la demi-hauteur du réceptacle; vertex déprimé; couronne membraneuse, subentière á 4-émarginée, marge presque droite, glabrescente ou cilio-glanduleuse. Style grêle, de 5 mm; stigmate finement capité; placentas protubérants.

Fruit cupuliforme, 4-côtelé, plus large que haut, 3,5-5 $\times$ 3,4-5 mm, lobes sépalaires persistants; sommet de l'ovaire 4-mamelonné par pression des loges, région stylaire déprimée; couronne membraneuse, strictement périphérique, de même hauteur que le réceptacle ou légèrement exserte; déhiscence loculicide mais souvent irrégulière par déchirure de la paroi mince du vertex. Graine obcunée, de 0,8 mm, lisse à finement papilleuse, funicule assez long mais fragile, vésicule aérifère pratiquement nulle.



Pl. 5. — **Cincinnobotrys speciosa** (A. & R. Fern.) Jac.-Fél. : **1**, plante entière × 2/3; **2**, rhizome × 2/3; **3**, cyme bifurquée × 2/3; **4**, étamine externe et détails du pédoconnectif × 6; **5**, étamine interne × 6; **6**, style × 6; **7**, jeune fruit en coupe × 4; **8**, fruit × 4; **9**, graine × 24. (1, 4, 6, *Troupin 11276*; 2, *Lewalle 6255*; 3, *Lewalle 3192*, 5, *Lewalle 1447*; 7-9, *Lewalle 2551*).

Observations : Cette espèce se ramifie abondamment et semble en végétation permanente. Ainsi que le signale G. E. Wickens les plantes de l'Oulougourou diffèrent un peu de celles de la Chaîne orientale. Chez les premières les cymes sont plus florifères, souvent solitaires; la couronne épigyne est plus ciliée-glanduleuse; les lobes du calice plus courts. Chez les secondes, les cymes pauciflores sont souvent plus nombreuses sur chaque pied; la couronne est plutôt glabrescente; les lobes sépalaires plus longs, toutefois le spécimen *Troupin 14669* a des lobes courts.

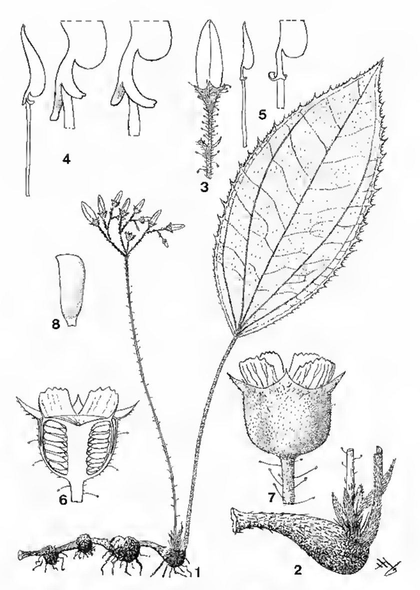
Tanzanie : *Schlieben 2824*, mt. Oulougourou, vers 1800 m alt., nov. — Uganda : *Eggeling 4173*, Kigezi, forêt impénétrable, oct., BR. — Zaïre : *Bamps 2937*, terr. Kalehe, mt. Biega, vers 2540 m alt. en forêt, janv., BR; *de Wilde 251 B*, mt. Ruwenzori, avr.; *Hauman 191*, Kalonge, vers 2200 m sur un versant à pic sous les bambous, juil., BR; *Humbert 7465*, forêt entre le marais de Kanzibi et Tshibinda, entre 2000 et 2400 m, fév.-mars, P, BR; *Lebrun 4749*, Lubango à l'W du Lac Édouard, vers 2380 m alt., janv., BR; *Petit 181*, de Bukavu à Walikale, vers 2170 m alt., mars; *Stauffer 1045*, Bakuvu-Walikale, vers 2300 m alt., janv., BR, P. — Rwanda : *Bouxin 496*, forêt de Nyungwe, vers 2270 m alt., mars; *Troupin 10506*, environs de Nyungwe, vers 2300 m alt. en forêt de pente, juil.; *14669*, Rangiro, environs de Shangugu, forêt de montagne vers 1650 m alt., mars; *14751*, région de Kibuye, Wisumo, en forêt de montagne, mars, BR; *Chritiaensen 1382*, terr. Shangugu, Kamiranjovu, marais à *Erica*, vers 2000 m alt., mars. — Burundi : *Reekmans 2250*, Muramuya, forêt de montagne vers 2500 m alt., janv., BR.

Cincinnobotrys speciosa (A. & R. Fern.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Gravesiella speciosa* A. & R. Fern., Bol. Soc. Brot., ser. 2, 34 : 69, *tab. 9* (1960); *loc. cit.*, 43 : 300, *tab. 11-13* (1969); Wickens, *in* Fl. Trop. E. Afr., Melast. : 68 (1975).
— *G. speciosa* var. *grandifolia* A. & R. Fern., *loc. cit.*, 46 : 71, *tab. 5, 6* (1972); type : *Levalle 3192*, BR!

Type : *J. E. Procter 612* (holo-, EA).

Herbe haute de 15 à 25 cm, rarement jusqu'à 45 cm; constituée d'un rhizome et, le plus souvent, d'une seule feuille et d'une cyme. Entrenœuds de quelques millimètres à 2 cm, avec quelques soies réfléchies; radicants, puis formant un rhizome diversement linéaire avec poils réfléchis persistants, ou irrégulièrement tubereux se couvrant de poils étoilés; peuvent se ramifier et produire des tubercules caducs; les racines peuvent aussi se tubériser et se couvrir de poils étoilés. Feuille solitaire, opposée à son homologue rudimentaire; rarement deux à trois sur le même axe de pieds très vigoureux; pétiole de 3 -25 (-40) cm, aplati, glabrescent vers la base, puis avec soies réfléchies de plus en plus denses vers le haut, parfois mélangées de poils glanduleux; limbe largement ovale-orbiculaire, de 5 × 6 cm à 12 × 12 cm, rarement jusqu'à 25 × 22 cm, profondément cordé, brusquement acuminé-aigu, soies éparses et couchées sur les deux faces, plus courtes sur la face inférieure sauf sur les nervures, parfois accompagnées d'une pubescence fine ou de poils glanduleux courts à la face supérieure; de 9 -11 (-13) nervures ascendantes, les transversales simples ou bifurquées, subréticulées vers le haut; marges serretées-ciliées, plus souvent profondément biserretées.



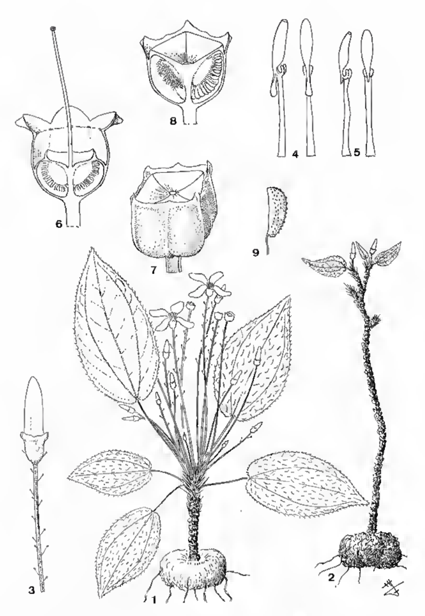
Pl. 6. — **Cincinnobotrys letouzeyi** Jac.-Fél. : **1**, plante entière × 2/3; **2**, détail de l'entrenœud distal × 2; **3**, bouton floral × 2; **4**, étamine externe × 6 et détail d'un pédoconnectif × 24; **5**, étamine interne × 6 et détail d'un pédoconnectif × 24; **6**, jeune fruit (coupe) × 8; **7**, fruit mûr × 8; **8**, graine × 36. (*Letouzey 14326*). — Repris d'*Adansonia* 15 (4), 1975.

Cyme solitaire, à peu près de même longueur que la feuille; pédoncule de 10-20 (-45) cm, même indument que sur le pétiole, mais généralement plus court, pubescent vers le haut; avec quelques bractées stériles dans la moitié supérieure; cyme scorpioïde, simple, de 5 à 10 fleurs pédicellées, espacées par des entrenœuds de plusieurs mm, pubescents; rarement cyme bifurquée et jusqu'à 25 fleurs. Fleur 4-mère; pédicelle grêle, jusqu'à 10 (-15) mm, pubescent. Réceptacle campanulé, ± densément hérissé de poils courts, sétacés ou glanduleux; lobes sépalaires étroitement triangulaires-acuminés, longs de 2-4 mm, même indument que sur le réceptacle. Corolle rose ou blanche, relativement très développée; pétales obovales, de 9 à 15 mm. Huit étamines en deux verticilles trés inégaux, ou seulement quatre par avortement du verticille interne, ou parfois une ou deux du verticille externe également réduites. Les externes à anthére de 4 à 6 mm, lancéée, atténuée-rostrée au sommet avec pore trés apical; pédoconnectif de 1 mm, á marge libre évasée vers le bas, de 1 mm de diamétre, 3-lobulée; filet de 5-6 mm. Étamines internes, lorsqu'elles existent, à anthére de 2-3 mm, atténuée-tronquée au sommet; pédoconnectif bien défini, long de 0,6 mm, épaissi à la base; filet de 4 mm. Ovaire adhérent au réceptacle par des cloisons délimitant des logements staminaux jusqu'à la base; partie fertile á peu prés égale á la demi-hauteur du réceptacle; couronne épigyne 4-lobée, chaque lobe á marge arrondie, cilio-glanduleuse. Style grêle, de 15 mm; stigmate finement capité.

Fruit 4 × 4 mm, campanulé, obscurément 4-côtelé, base atténuée sur le pédicelle ± accrescent et pouvant atteindre 2 cm; lobes sépalaires réfléchis; ovaire á loges accrescentes dans l'angle périphérique, vertex cratériforme, couronne accrescente et nettement saillante. Graines oblongues, 0,6 à 1 mm, funicule court, vésicule apico-frontale peu évidente.

Observations : C'est l'espèce qui peut atteindre les plus grandes dimensions; les variations de taille sont circonstancielles et il n'y a pas lieu de conserver la var. *grandifolia*. Malgré la vigueur de certains spécimens, l'ablastophyllie d'une hélice reste intangible et ce caractére est manifestement fondamental. Par l'allure générale elle se rapproche surtout de *C. oreophila*. La vraie différence n'est pas dans le nombre des étamines, mais dans la disproportion entre les organes épigynes, corolle, étamines, style, et l'ovaire. Alors que ce dernier est sensiblement de même taille que celui de *C. oreophila*, les étamines sont environ 5 fois plus longues. Cela impose des logements staminaux profonds et influe certainement sur la réduction du verticille interne. Le fruit se distingue de celui de *C. oreophila* par son raccordement progressif sur le pédicelle, par le sommet cratériforme, par la couronne plus saillante et plus lobée.

Zaïre : *Troupin 10937*, Kivu, Kalehe, forêt ombrophile, oct. — Rwanda : *Bouxin 100*, forêt de Nyungwe, lieux humides de la vallée de la Nyabishwati, vers 1900 m, janv.; *Troupin 11276*, *11411*, *11456*, Shangugu, environs de Nyungwe, de 1950 à 2050 m alt., forêt de pente, nov., déc. — Burundi : *Lewalle 1447*, Bururi, creux de rocher vers 2000 m, abondante mais localisée, janv.; *2551*, Bubanza, route de Butara, berges de la Nagunuzi, vers 1200 m, déc.; *2747*, Bururi, en tapis sur rochers vers 2050 m, fév.; *3192*, Bururi,



Pl. 7. — **Cincinnobotrys felicis** (A. Chev.) Jac.-Fél. ; **1,** plante entière × 2/3; **2,** plante sénescente × 2/3; **3,** bouton floral × 3; **4,** étamine externe × 6; **5,** étamine interne × 6; **6,** fleur à l'anthèse (coupe), corolle et étamines supprimées × 4; **7,** fruit × 4; **8,** fruit (coupe) × 4; **9,** graine × 24. (*Jacques-Félix 163 & 1744*). — Repris et adapté des *Icon. Pl. Afric.* 3, *tab. 68* (1955).

vallée de la Siguvyaye, rochers en galerie forestière vers 1750 m, fév.; *6700*, Muramvya, rochers humides en sous-bois du mt. Teza, vers 2350 m, avr.; *6255*, Bubanza, forêt dense de Mabayi, oct. — Tous les spécimens cités sont de BR.

Cincinnobotrys letouzeyi Jac.-Fél.

Adansonia, ser. 2, 15 (4) : 494, *tab. 2* (1976).

Type : *Letouzey 14326* (holo-, P; iso-, YA).

Herbe à rhizome sympodial, rarement ramifié, éparsément sétuleux, ± moniliforme par tubérisation de la partie distale de l'entrenœud feuillé annuel, long de 1 à 2 cm. Feuille solitaire, à pétiole grêle, de 8-12 cm, densément strigilleux; limbe membraneux, jusqu'à 5,5 × 12 cm, lancéé à lancéolé, base cunée ou arrondie, sommet brièvement acuminé-aigu; glabrescent au-dessus, pubescent en dessous; 5 (-7) nervures ascendantes, finement saillantes et pubescentes en dessous; marges obscurément serretées vers le bas, puis variablement biserretées-ciliées vers le haut.

Axe florifère de plusieurs entrenœuds courts et autant de rudiments foliaires à la suite de la feuille développée, sétuleux. Inflorescence à pédoncule grêle, de 12 cm, glabrescent ou avec poils glanduleux étalés, dispersés, et ± sétuleux vers le sommet; fleur axiale présente ou non; cymes bifurquées ou digitées, chacune avec 3-4 fleurs pédicellées, espacées sur les axes grêles avec soies courtes ou poils glanduleux. Fleur 4-mère; pédicelle de 2 à 3 mm, pourvu comme le réceptacle de soies courtes et poils glanduleux; réceptacle campanulé, lobes du calice triangulaires-aigus à dentiformes, sétacés, 1,5 × 1 mm. Corolle rose ou blanc rosé; pétales longs de 12 mm. Étamines externes à anthère de 3 mm; pédoconnectif courbe de 0,5 mm, ± longuement prolongé d'un appendice antérieur tronqué-émarginé, ergot postérieur épais, tronqué, ± long et variablement situé à l'articulation ou plus haut sur le pédoconnectif; filet 3,8 mm. Étamines internes à anthère de 2 mm; pédoconnectif droit, épaissi en coussinet à la base, ou bien 2-tuberculé en avant et bref ergot à l'arrière; filet de 3 mm. Ovaire adhérent sur le tiers ou la moitié de sa hauteur; sommet déprimé avec couronne épigyne profondément 4-lobée; style grêle, de 10 mm, stigmate capité; placentas sessiles sur toute la hauteur de l'axe.

Fruit campanulé, 3 × 4 mm; ovaire à sommet déprimé, atteint le rebord du réceptacle; les écailles de la couronne très périphériques, hautes de 1 mm, exsertes, membraneuses, purpurines, à marge denticulée. Graines oblongo-cunées, longues de 2 mm, atténuées sur le hile, à peine rostrées au sommet.

Observations : Selon le matériel connu cette espèce semble régulièrement haplophylle.

Cameroun : *Letouzey 14326*, près de Numba, 45 km ENE de Mamfé, paroi humide et moussue d'un rocher près d'un torrent, vers 350 m alt., 18.8.1975.

Cincinnobotrys felicis (A. Chev.) Jac.-Fél., *comb. nov.*

— *Bourdaria felicis* A. Chev., Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., ser. 2, 4 : 682-683 (1932); Keay, Fl. W. Trop. Afr., ed. 2, 1 : 251 (1954); Jacques-Félix, Icon. Pl. Afric. 3 : *tab. 68* (1955).

Type : *Jacques-Félix 163* (holo-, P).

Plante vivace édifiant une petite tige de 5 à 12 cm, sétuleuse sur la partie feuillée, puis noduleuse, dressée sur une base épaissie, radicante, ancrée au substrat; rameaux nuls ou peu nombreux, courts. De une à cinq feuilles en rosette apicale très contractée; pétiole grêle, de 2 à 4 cm, glabre ou avec quelques soies hérissées; limbe jusqu'à 4 × 8 cm, lancéé à oblancéé, étroitement cordé à la base, obscurément acuminé; avec longues soies éparses sur la face supérieure et glabrescent à la face inférieure; 3-5 nervures ascendantes, nervures transversales lâches; marges serrulées-ciliées.

Fascicules axillaires et terminaux pouvant totaliser une trentaine de fleurs. Fleur 4-mère; pédicelle grêle, de 5 à 12 cm avec poils capités épars; réceptacle glabre ou avec quelques poils capités, campanulé à sub-urcéolé, 4-côtelé; lobes du calice largement triangulaires, épaissis-carénés sur le dos. Corolle rose; pétales obovales, longs de 8-10 mm. Étamines en deux verticilles peu dissemblables. Les externes à anthère oblongue, de 2 mm; pédoconnectif court, avec un appendice frontal redressé, tronqué-émarginé, ergot dorsal spatulé; filet de 3 mm. Les internes à anthère de 1,5 mm; pédoconnectif et appendice frontal comme sur le verticille externe, ergot dorsal plus court, obtus; filet de 2,5 mm. Ovaire adhérent sur toute la hauteur des loges, profondément inclus; couronne épigyne entière, cupuliforme; style grêle, de 4,5 mm; stigmate finement capité; placentas protubérants dans l'angle supérieur interne des loges.

Fruit 4,5 × 4 mm, tétragone, marqué de quatre côtes sépalaires et de quatre intermédiaires plus faibles; ovaire déprimé, atteint le rebord du réceptacle par sa marge périphérique confondue avec la couronne épigyne. Graines longues de 0,5 mm, à funicule grêle et fragile; obovoïdes, asymétriques, finement tuberculées.

Observations : Espèce la plus originale par son type végétatif et ses inflorescences; par contre ses caractères staminaux s'intègrent parfaitement dans la série évolutive du genre.

Guinée : *Jacques-Félix 163*, Kalifayagbé, de Tabili à Tondon, rocher en galerie forestière du Bady, août, P; *1744*, gorges du massif gréseux du Benna, juin, P.

UNE LOBÉLIACÉE POLYNÉSIENNE NOUVELLE

J. RAYNAL

RAYNAL, J. — 3.12.1976. Une Lobéliacée polynésienne nouvelle, *Adansonia*, ser. 2, 16 (3) : 379-382. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Description de *Sclerotheca jayorum* J. Rayn., arbuste endémique de Tahiti.

ABSTRACT: Description of a new endemic shrub from Tahiti, *Sclerotheca jayorum* J. Rayn.

Jean Raynal, Laboratoire de Phanérogamie, 16 rue Buffon, 75005 Paris, France.

Le genre *Sclerotheca (Lobeliaceæ)* appartient à la petite sous-tribu des *Sclerothecinæ*, endémique polynésienne ne comptant qu'un second genre aux îles Hawaii. Les *Sclerotheca* sont des arbustes de la forêt montagnarde humide; à ce jour le genre comprend quatre espèces, une endémique de Rarotonga (îles Cook) et trois de Tahiti.

Bien que FORSTER ait dès 1774 récolté le premier échantillon de *Lobelia arborea* Forst. (*Sclerotheca arborea* (Forst.) A. DC.), dont une part est toujours conservée à Paris, les quelques espèces décrites demeurent insuffisamment connues; elles n'ont encore été que rarement observées et récoltées, en raison sans doute de populations composées d'individus très clairsemés dans un territoire au relief tourmenté, dont seule une faible fraction est parcourue par de trop rares botanistes; les pentes des versants des hautes vallées tahitiennes sont pratiquement inaccessibles, et en règle générale seules les lignes de crête et leurs abords immédiats autorisent une prospection qui reste difficile.

Les trois espèces tahitiennes forment un groupe très homogène, dont les caractères différentiels mériteraient d'être réexaminés à la faveur d'observations modernes tenant compte en particulier du développement apparemment tardif du tube de la corolle peu avant l'anthèse. Cependant, sous réserve d'une telle révision, il semble que l'évolution du genre, sans doute assez limitée dans le temps, n'ait encore porté que sur des caractères mineurs, suivant en cela un type de spéciation fort répandu dans les archipels du Pacifique (p. ex. *Cyrtandra*, *Bidens*, *Rapanea*, etc.).

Explorant à mon tour la montagne tahitienne, deux siècles après FORSTER, j'y ai récolté deux *Sclerotheca* distincts; l'un, vu à plusieurs reprises (Marau, Tipaerui, Orohena) est *S. arborea*, bien défini par ses

fleurs glabres, entièrement vertes sauf quelques traces violacées à la face interne des lobes de la corolle; le tube de la corolle est allongé, et les lobes tous libres à l'anthèse. Je n'ai rencontré ni *S. forsteri* Drake, aux corolles dépourvues de tube, ni le rare *S. oreades* Wimmer, au calice à dents très courtes, ceci malgré une ascension de l'Orohena, seule localité connue.

Ma seconde récolte représente une espèce nouvelle, remarquable à divers égards : c'est celle qui possède les fleurs les plus grandes, à l'étonnante opposition de couleurs, vert-jaune à l'extérieur, brun violet foncé à la face interne des lobes largement déployés de la corolle. C'est aussi la première espèce du genre présentant une abondante pubescence sur les fleurs, les pédoncules et les jeunes feuilles.

Elle n'est pour l'instant connue que de quelques individus sur le flanc nord, aux pentes relativement douces, du mont Marau, au-dessus de Papeete à Tahiti, vers 1300 m d'altitude sous le couvert d'une forêt montagnarde humide à *Metrosideros, Rapanea,* Fougères arborescentes. Ses inventeurs. M. Maurice Jaÿ et son fils, sont sans doute les meilleurs connaisseurs de la montagne et de la nature tahitiennes. Ils sont les premiers européens à avoir atteint, en 1953, dans des conditions bien plus dures qu'aujourd'hui, le sommet principal de l'île, le mont Orohena, longtemps convoité sans succès par de nombreux naturalistes; ils y ont trouvé la seule station connue de la Cypéracée *Oreobolus furcatus* Mann en dehors des îles Hawaii, distantes de 4200 km.

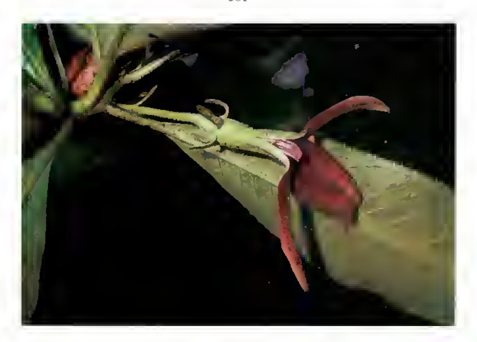
A la faveur de travaux qu'ils dirigeaient sur la route en construction de l'émetteur de télévision du mont Marau, MM. Jaÿ ont découvert, et tenu à protéger, cet arbuste dont ils ont reconnu le caractère inhabituel. Ils m'ont fort aimablement accompagné en 1973 dans ma prospection des belles forêts du Marau — qui abritent entre autres le rare *Fuchsia cyrtandroides,* affine d'espèces néo-zélandaises distantes de 4000 km —. Ainsi conduit à la localité de ce *Sclerotheca* énigmatique, j'ai pu en récolter un matériel représentatif. Il me paraît donc pleinement justifié de dédier cette belle espèce à ses découvreurs :

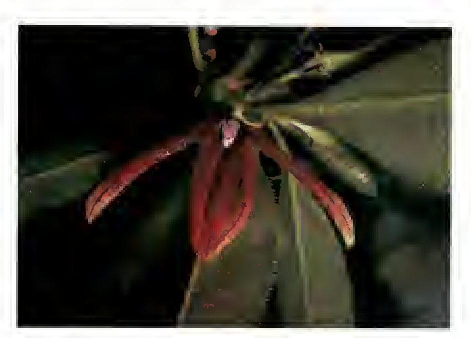
Sclerotheca jayorum J. Rayn., *sp. nov.*

Ab omnibus speciebus floribus majoribus ad 8 cm longis, sicut pedunculis pubescentibus, corollæ lobis anterioribus 3 connatis, intus atrobrunneo-violaceis glabris, extus viridescentibus, bene distinguenda.

Frutex erectus ad 6-8 m altus, ramis longis præter extremitatem nudis. Folia petiolata elliptico-lanceolata, margine præter basin versus arcte serrata, lamina juvenili subtus pubescenti, demum glabrescenti. Flores axillares pedunculo pubescenti 25-30 mm longo bracteolis linearibus pubescentibus suboppositis basin versus munito ; hypanthium obconicum pubescens, 6-12 × 5-10 mm, calycis lobis patentibus vel recurvatis subæqualibus ca. 7-14 mm longis linearibus coronatum. Corolla carnosa, extus pubescens, tubo cylindrico 20-30 mm longo, diametro 6-9 mm media parte constricto, basi inflato, lobis ca. 40-45 mm longis, patulis vel leviter reflexis, posterioribus 2 usque ad basin liberis, anterioribus 3 fere tota longitudine connatis labellum ovatum breviter tridentatum formantibus. Tubus stamineus pubescens, apice curvato violaceo subbilabiato hirto. Ovarium biloculare. Fructus maturus haud visus. Vid. tab. 1.

Type : *J. Raynal 18128*, Tahiti, mt. Marau, 1300 m, 16.7.1973 (holo-, iso-, P!).





Pl. 1. — **Sclerotheca jayorum** J. Rayn., fleur de profil et de face, env. grand. nat. (*J. Raynal 18128*). Photos J. Raynal.

Comme dans les autres espéces du genre, les tiges de *Sclerotheca jayorum* contiennent un latex blanc. Hormis leur pubescence, qui persiste à l'état adulte de façon discrète prés de la nervure médiane, les feuilles ne présentent guére de caractères particuliers; atteignant 10-20 × 3,5-5,5 cm, elles sont atténuées en coin à la base, qui n'est pas dentée; le reste du limbe à bords courbes est régulièrement muni aux bords de dents petites, égales, glanduleuses. La nervure médiane porte une vingtaine de nervures secondaires arquées.

La fleur est remarquable par sa taille inhabituelle dans le genre, par sa pubescence externe abondante, par la coloration intense de la face interne des lobes, par la coalescence des lobes antérieurs en large labelle elliptique d'environ 45 × 25 mm au rôle attractif indéniable. Il est regrettable que la pollinisation de ces fleurs n'ait pu être observée, car leur biologie est certainement digne d'intérêt. Les lobes antérieurs restent apparemment coalescents tout au long de l'anthèse, et ne se trouvent séparés, en herbier, que par la pression et la dessication.

Cette nouveauté illustre l'intérêt qu'offre encore l'exploration botanique des îles de la Société; si Tahiti recèle ainsi, aux portes de Papeete, des espèces non décrites, que dire des autres îles montagneuses comme Bora Bora ou Huahiné, beaucoup moins bien prospectées? Pourtant la spéciation y a produit des endémiques fort remarquables, comme le *tiaré apetahi* (*Apetahia raiateensis* Baill.), autre genre de Lobéliacées dont deux autres espèces existent aux Marquises, et dont les relations taxonomiques avec les *Sclerotheca* mériteraient d'être précisées, malgré son classement par Wimmer dans une sous-tribu distincte.

Bibliographie

Drake del Castillo, E., 1886 — *Illustrations floræ insularum Maris Pacifici* 1 : 1-32, 10 pl., Masson, Paris.
Drake del Castillo, E., 1892 — *Flore de la Polynésie Française*, 352 p., Masson, Paris.
Forster, G., 1786 — *Florulæ insularum australium prodromus*, 103 p., Göttingen.
Wimmer, F. E., 1957. — Campanulaceæ-Lobelioideæ, *in* Engler, A. & Diels, L., *Das Pflanzenreich* 107 (2), 813 p., Akad. Verlag, Berlin.

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - Paris.
Antenne du Muséum et des
Hautes Études
Station de Moorea
B.P. 562 - Papeete (Tahiti).

THE APOCYNACEÆ OF AFRICA. I : TABERNÆMONTANA L.

I. INTRODUCTORY REMARKS TO A REVISION OF THE SPECIES REPRESENTED IN AFRICA

A. J. M. LEEUWENBERG

LEEUWENBERG, A. J. M. — 3.12.1976. The Apocynaceæ of Africa. I: Tabernæmontana L. I. Introductory remarks to a revision of the species represented in Africa, *Adansonia*, ser. 2, 16 (3) : 383-392. Paris. ISSN 0001-804X.

RÉSUMÉ : Quelques remarques introductives sur le grand genre pantropical *Tabernæmontana*, dont les espèces africaines seront révisées par l'auteur dans un travail en préparation. Une liste des synonymes du genre avec leurs espèces-types est donnée.

ABSTRACT: This publication gives some introductory remarks on the large pantropical genus *Tabernæmontana*, the African species of which will be revised in a forthcoming revision. A list of synonyms of the genus with their type species is added.

A. J. M. Leeuwenberg, Laboratorium voor Plantensystematiek en geografie, Gen. Foulkesweg 37, Wageningen, Pays-Bas.

INTRODUCTION

The present publication is the first in a series of revisions of the *Apocynaceæ* represented in Africa. The author made field observations on *Apocynaceæ* and *Loganiaceæ* and collected material of them for some years in West Africa and Cameroun. He started revising the *Apocynaceæ* shortly after discussing the subject with several colleagues, among whom the Directors and Keepers of the herbaria of Brussels, Kew, and Paris at the A.E.T.F.A.T. Congress at München in September 1970. At present most of his revisions of the *Loganiaceæ* (LEEUWENBERG, 1969, 1971, 1975) have been published. As he prefers to conclude the work on the *Loganiaceæ* first, he has as yet not published anything on the *Apocynaceæ*. Unfortunately just recently some scientifically badly founded publications appeared which unnecessarily burden the nomenclature of the plants they deal with, and therefore the present author feels urged to publish without

further delay some of his views on *Tabernæmontana*. In the publications indicated above (BOITEAU & SASTRE, 1975, BOITEAU & ALLORGE, 1976) some genera are raised to the rank of tribe and some subgenera and sections to the rank of genus. As the present author knows by experience gained in his investigations on *Gesneriaceæ* (LEEUWENBERG 1958, 1959) and *Loganiaceæ* (1969, 1971, 1975), it is evident that only after careful study of all species of poorly defined genera the delimitation of these genera eventually may be adjusted. Early name changes, often later to be revoked, cause unnecessary confusion with all other investigators concerned with these plants. In the case of *Tabernæmontana* the chemical research, relevant to the fight against cancer, should be kept in mind. The taxonomist PICHON who unfortunately died young reduced the size of many genera of *Apocynaceæ* by removing segregates. He was, however, of the opinion that *Tabernæmontana* is a large pantropical genus which should only be subdivided into subgenera and sections. The following citation of this paper (PICHON, 1948, p. 231) makes this very clear:

« Il était dangereux de démembrer le genre *Tabernæmontana* continent par continent, sans s'assurer, par l'établissement d'une classification générale, que les genres différaient vraiment d'un continent à l'autre. »

As the present author is inclined to underwrite most of his considerations on pp. 230-233, he wants to call special attention to them.

CRITICAL REMARKS PRECEDING THE REVISION OF *TABERNÆMONTANA*

In the following paragraph the evaluation of morphological characters only is discussed. The characters mentioned by BOITEAU & ALLORGE (1976) are discussed without phylogenetic or evolutionary speculations. The considerations about the differences of the American and African *Tabernæmontana* species pronounced by BOITEAU & ALLORGE are based on very incomplete data. We shall follow them closely and their conclusions are copied here briefly: " *Tabernæmontana sensu stricto* occurs only in America. Its leaves are membranaceous and lack intrapetiolar stipules or possess only reduced ones which are adnate to the petiole. The flowers are much smaller than those of the continental African species, with a less thick and tender corolla, and easily dissected; the tube is narrow, not twisted in its basal part. The anthers are inserted in the upper portion of the corolla. The style is 1.5-6 × as long as the clavuncula. "

The present author's observations and views are as follows:

The LEAVES of certain American species are coriaceous (e.g. of *T. citrifolia* L., tbe type species of the genus, *T. coriacea* Link ex R. & S., *T. laurifolia* L., and *T. tetrastachya* H.B.K.). There may be intrapetiolar stipules as in tbe African species, e.g., in *T. coriacea* and *T. tetrastachya*. The intrapetiolar stipules of these two species are somewhat smaller than those of *T. eglandulosa* Stapf (continental Africa) which are in their turn again





Pl. 1. — **1, Tabernæmontana holstii** K. Schum. ex Engl. (*Leeuwenberg 10802*; phot. Leeuwenberg). — **2, Tabernæmontana** sp. with ovoid, laterally compressed, acuminate, smooth fruits with three longitudinal ridges (*M. Aymonin-Keraudren 25625*, P, Madagascar; phot. M. Aymonin-Keraudren).

slightly smaller than those of *T. crassa* Benth. (continental Africa), *T. eusepala* A.DC. (Madagascar), and *Pagiantha koroana* Markgraf (Asia). They are, however, never free, but always adnate to the bases of the petioles.

The FLOWERS of *T. elegans* Stapf, *T. pachysiphon* Stapf, *T. penduliflora* K. Schum., and *T. ventricosa* Hochst. ex A.DC. (all four from continental Africa) are about as large as those of *T. citrifolia*, *T. coriacea*, *T. retusa* (Lam.) Pichon (Madagascar), *T. aurantiaca* Gaud., and *T. dichotoma* Roxb. (both from Asia), but smaller than those of *T. albiflora* (Miq.) Pulle and *T. undulata* Vahl (both American).

The COROLLA of *T. tetrastachya* is thicker than that of *T. citrifolia*, but certainly not thinner than that of *T. penduliflora*. The corolla tube of *T. coriacea* (America) is twisted at the base in the same way as that of *T. crassa*, *T. eglandulosa*, and *T. penduliflora* (the three from the African continent). The corolla tubes of *T. muelleriana* Mart. (America), *T. ventricosa* (continental Africa), *T. stellata* Pichon (Madagascar), and *T. sphærocarpa* Blume are less twisted basally, and not at all in, e.g., *T. citrifolia*, *T. pachysiphon*, and *T. retusa* (from America, continental Africa, and Madagascar, respectively).

Not only in several African, but also in some American species the STAMENS are inserted on the lower portion of the corolla tube, e.g., in *T. australis* Müll. Arg. The stamens of *T. pachysiphon* from continental Africa, however, are inserted about the middle of the corolla tube.

The differences between the PISTILS figured in the paper of BOITEAU & ALLORGE (1976) are more or less useful for distinguishing species, but there is no essential difference between the groups raised to the level of genera by them. On the same plate a series of flower buds is figured, on which they also base a subdivision, which, unfortunately, only partly talllies with the text. Bud n° 4 could be placed with buds n°s 8-10, because it is not twisted at the base, either.

The CARPELS of some Madagascan *Tabernæmontana* (*Pandaca* with BOITEAU & ALLORGE, 1976) species are united at the base, but completely syncarpous fruits are not known in these species, nor in any other.

T. ventricosa from eastern and southern Africa is, as indicated by BOITEAU & ALLORGE, closely allied to *T. retusa* from Madagascar. Nevertheless they place both species in different genera, respectively *Sarcopharyngia* and *Pandaca*. These two species closely resemble each other in their flowers and fruits.

Several *Tabernæmontana* species from Madagascar show more resemblance to certain American and Asiatic species than to those of continental Africa. This is another reason for comparing all species carefully and for extending the comparison to their ramification systems, which show remarkable regularities. The shape of their fruits should also be taken into account.

In their paragraph « Tendances évolutives et phylogenèse des espèces africaines et malgaches » they fail to mention which shape of pistil occurs in which species, and also 1) to what extent the shape of the pistil is correlat-

ed with the shape of the fruit, 2) to what extent the carpels are united, and 3) if there is any correlation between the shape of the anthers and that of the pistil.

The FRUITS of *Tabernæmontana* always have two carpels which are either completely free or united at the base. There is some variation in the extent to which they are fused, as the present author observed in *T. holstii* K. Schum. ex Engl. (Kenya: Kwale, *Leeuwenberg 10802*, EA, Pharm.-UPS, WAG). The carpels are subglobose, reniform, obliquely ellipsoid, ovoid, or oblong, at the apex rounded, acute, or acuminate, on the surface smooth, verrucose, or muricate, and they may have two or more longitudinal ridges. They are dehiscent along the ventral suture. Subglobose and smooth carpels occur in, e.g., *T. crassa* and *T. holstii* (both from the African continent), *T. aurantiaca* Gaud. and *T. macrocarpa* Jack (both from Asia); subglobose or reniform and verrucose in *Pagiantha koroana* Markgraf and *T. sphærocarpa* Blume (both Asiatic); reniform and smooth often in *T. undulata* Vahl; obliquely ellipsoid and smooth in, e.g., *T. psychotriifolia* H.B.K. and often in *T. undulata* (both American); obliquely ellipsoid and with 2 faint lateral ridges in *T. ventricosa* Hochst. ex DC.; ovoid, laterally compressed, smooth, and with two or three longitudinal ridges in, e.g., *T. citrifolia* L. and *T. tetrastachya* H.B.K. (both American), *T. eglandulosa* Stapf and *T. glandulosa* (Stapf) Pichon (both from continental Africa), *Pandaca caducifolia* Markgraf and *T. retusa* (Lam.) Pichon (both from Madagascar), *T. mauritiana* Poir. (Mauritius), *T. floribunda* Blume, *T. oligantha* Merr., and *T. pandacaqui* Poir. (Asiatic species); ovoid with two longitudinal ridges and warts in, e.g., *T. elegans* Stapf (African continent); obliquely ellipsoid and verrucose in, e.g., *T. arborea* Rose ex Donn. Sm. and *T. australis* Müll. Arg. (both American) and *Pandaca verrucosa* Markgraf (Madagascar); obliquely ellipsoid and muricate in, e.g., *T. echinata* Aubl. and *T. muricata* Link ex R. & S.; oblong and smooth in, e.g., *T. modesta* Bak. (Madagascar), *T. coronaria* (Jacq.) Willd., and *T. novoguineensis* Scheff. (Asia).

T. elegans, the type species of *Leptopharyngia*, is a shrub, like *T. citrifolia*, the type species of *Tabernæmontana*, *T. penduliflora*, the type species of *Camerunia*, and *T. modesta*, the type species of *Hazunta*. The corolla of *T. elegans* resembles that of *T. citrifolia* no less than that of *T. modesta* and *T. mauritiana*, the type species of *Oistanthera* Markgraf, later placed in *Pandaca* by MARKGRAF (1970).

In the next lines of their paper BOITEAU & ALLORGE pay much attention to characters the relative value of which is discussed earlier. Nevertheless, on the basis of these characters they decide on a concept initiated by AUGUSTE DE CANDOLLE that *Tabernæmontana* should be split into genera occurring exclusively in America, continental Africa, Madagascar, or Asia, respectively.

The list of names given as « Tableau 1 » is an enumeration of errors made by older authors which cannot be considered as a contribution to the knowledge of the taxonomy of the *Apocynaceæ*. It should be appended to a revision of the genus as a list of excluded species.

The correct name for the subfamilly *Echitoideæ* is *Apocynoideæ* as *Apocynum*, the type genus of the family belongs to it.

Unfortunately the new genera proposed by BOITEAU & ALLORGE are compared with each other in a key, but not with the other genera discussed in their paper.

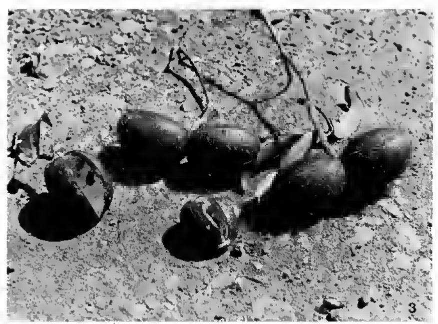
In his survey of the genus *Tabernæmontana* which BOITEAU & ALLORGE erroneously regard as a monograph, PICHON (1949) subdivided the genus into subgenera and sections and under them he listed a great number of species. Unfortunately, due to his early decease, he did not have an opportunity to work out these data, otherwise he probably would have sunk *Hazunta*, *Muntafara*, *Pandacastrum*, and *Ervatamia* in *Tabernæmontana*.

Domkeocarpa Markgraf and *Ephippiocarpa* Markgraf are very probably synonyms of, respectively, *Tabernæmontana* and *Callichilia* Stapf. *Stemmadenia* Benth. could be well distinguished from *Tabernæmontana* and is probably more closely allied to *Callichilia*. The present author intends to revert to these subjects in later publications.

The following remarks should be made on the paper of BOITEAU & SASTRE (1975). SASTRE studied fresh fruits of *Macoubea* in French Guiana and personally described his very interesting observations to the present author. He observed that the seeds of the latter genus have an aril. BOITEAU & SASTRE stated that *Macoubea* is the only genus of the natural tribe *Ambelanieæ* the aril of which has been correctly observed, as it is often not recognizable in a dry state. As this character has been correctly observed only in *Macoubea*, they find this a reason for placing this genus in a new tribe of the *Tabernæmontanoideæ*, although they suppose that the other genera of the *Ambelanieæ* also have such an aril. This seems a taxonomically dangerous procedure.

Tabernæmontana and *Voacanga* Du Petit-Thouars are closely related genera, specimens of which are often confused both in the field and in the herbarium. They differ in their calyces, deciduous in *Voacanga* and persistent in *Tabernæmontana*. The colour of the aril is a not sufficiently safe character for distinguishing these genera, as supposed by BOITEAU & SASTRE. The aril of *Tabernæmontana ventricosa* Hochst. ex A.DC. and that of *Voacanga africana* Stapf are orange, that of *Tabernæmontana crassa* Benth. is whitish and becomes darker, and that of *T. macrocarpa* Jack is red. The following characters are more or less constant and may help to place specimens in the correct genus: the corolla tube of *Voacanga* is about as long as the calyx, whereas that of *Tabernæmontana* is conspicuously longer; the corolla lobes are about as long as wide in *V.* and much longer than wide in *T.*

In the last paragraph of their paper BOITEAU & SASTRE arrive at far-reaching speculations, in whicb they pose that the *Tabernæmontaneæ* of the New World have an origin different from that of the Old World representatives. This is in contradiction with the resemblances observed by the present author when comparing different *Tabernæmontana* species. What, for the rest, the " recent " *Tabernæmontaneæ* are, BOITEAU & SASTRE do not mention. They even partly contradict their own theory by attaching





Pl. 2. — 3, **Tabernæmontana ventricosa** Hochst. ex A. DC. (*Leeuwenberg 11022*, S. Africa, E. Transvaal, km 10 Malelane-Kaalrug, PRE, PRU, WAG; phot. Leeuwenberg); 4, **Tabernæmontana elegans** Stapf (*Leeuwenberg 11021*, cult. from seeds collected in the wild, S. Africa, E. Transvaal, Nelspruit Bot. Garden, PRE, PRU, WAG; phot. Leeuwenberg).

Ervatamia (containing Asiatic *Tabernæmontana* spp.) and *Hazunta* (with Madagascan *Tabernæmontana* spp.) to American *Tabernæmontana* spp. All *Tabernæmontaneæ* are woody plants and therefore also the " primitives ". They occur mostly in forests or thickets. This is also true for *Voacanga*, the shrubs of which are often spared when the bush is cleared for plantations, as they are of medicinal value. This was also observed for various *Rauvolfia* species by the present author in several African countries (Cameroun, Kenya, Tanzania).

BOITEAU & SASTRE call a clavuncula primitive when it is not grooved as in *T. balansæ* Pitard (Asia) and *T. modesta* Bak. (Madagascar). However, they regard the genera *Ervatamia* and *Hazunta* as advanced, where according to them these two species should be placed, respectively.

Finally the present author, after having seen at least some species of most genera involved, supposes that PICHON's (1949) conclusion to reduce the subfamily *Tabernæmontanoideæ* to a tribe, *Tabernæmontaneæ*, in the subfamily *Plumerioideæ*, is far better founded and therefore more acceptable than that of BOITEAU & SASTRE (1975) who raise some genera of the *Tabernæmontanoideæ* to the rank of tribe (e.g. *Voacanga*) and place some genera from other tribes (e.g. *Macoubea*) in newly founded tribes. This causes important changes in the taxonomy and nomenclature of the *Apocynaceæ*, but is founded on observations of only a few characters (for *Macoubea* only a single) in a small number of species.

PROVISIONAL (INCOMPLETE) LIST OF THE NAME AND SYNONYMS OF *TABERNÆMONTANA* WITH THEIR TYPE SPECIES

TABERNÆMONTANA L., Sp. Pl. 210 (1753).

LECTOTYPE SPECIES: *T. citrifolia* L. (designated by BRITTON & WILSON, Scient. Surv. Porto Rico 6 : 89 (1914). Homotypic synonym: Section *Taberna* A. DC.

HETEROTYPIC SYNONYMS: *Pandaca* NORONHA ex DU PETIT THOUARS, Gen. Nov. Madag. 10 (1806); type species: *P. retusa* (LAM.) MARKGRAF (= *T. retusa* (LAM.) PICHON).

— *Conopharyngia* G. DON, Gen. Syst. 4 : 98 (1838). (*C. retusa* (LAM.) G. DON), homotypic synonym of *Pandaca*.

— *Rejoua* GAUD., *in* FREYCINET, Voy. Uran. Bot. 451 (1826); type species: *R. aurantiaca* (GAUD.) GAUD. (= *T. aurantiaca* GAUD.).

— *Bonafousia* A. DC., Prod. 8 : 359 (1844); type species: *B. undulata* (VAHL) A. DC. (= *T. undulata* VAHL).

— *Peschiera* A. DC., *l.c.* : 360; lectotype species: *P. hystrix* (STEUD.) A. DC. (= *T. hystrix* STEUD.; designated by MARKGRAF, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 14 : 171, 1938).

— *Taberna* MIERS, Apoc. S. Am. 61 (1878), *non* A. DC.; lectotype species: *T. discolor* (SW.) MIERS (= *Tabernæmontana discolor* SW.).

— *Anacampta* MIERS, *l.c.* : 64; lectotype species: *A. congesta* MIERS (= *A. coriacea* (LINK ex R. & S.) MARKGRAF = *T. coriacea* LINK ex R. & S.; designated by MARKGRAF, *l.c.* : 162).

— *Phrissocarpus* MIERS, *l.c.* : 71; type species: *P. rigidus* MIERS.

— *Codonemma* MIERS, *l.c.*: 72; type species: *C. calycina* MIERS (= *T. muelleriana* MART.).

— *Merizadenia* MIERS, *l.c.* : 78; lectotype species: *M. sananho* (RUIZ & PAVÓN) MIERS (= *T. sananho* RUIZ & PAVÓN; designated by MARKGRAF, *l.c.* : 166).
— *Anartia* MIERS, *l.c.* : 79; lectotype species: *A. flavicans* (R. & S.) MIERS (= *T. flavicans* R. & S.; designated by MARKGRAF, *l.c.* : 165).
— *Ochronerium* BAILL., Bull. Soc. Linn. Paris 1 : 771 (1889); type species: *O. humblotii* BAILL. (= *T. humblotii* (BAILL.) PICHON).
— *Gabunia* K. SCHUM., *in* ENGLER, Bot. Jahrb. 23 : 224 (1896); lectotype species: *G. crispiflora* (K. SCHUM.) STAPF (= *T. crispiflora* K. SCHUM.; designated by BULLOCK, Kew Bull. 15 : 395, 1962).
— *Ervatamia* (A. DC.) STAPF, *in* Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 126 (1902); type species: *E. coronaria* (JACQ.) STAPF (= *T. coronaria* (JACQ.) WILLD.
— *Pagiantha* MARKGRAF, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 12 : 549 (1935); type species: *P. dichotoma* (ROXB.) MARKGRAF (= *T. dichotoma* ROXB.).
— *Oistanthera* MARKGRAF, *l.c.* : 550; type species: *O. telfairiana* (WALL.) MARKGRAF (= *T. telfairiana* WALL. = *T. mauritiana* POIR.; later in MARKGRAF as *Pandaca mauritiana* (POIR.) MARKGRAF, 1970).
— *Testudipes* MARKGRAF, *l.c.*; type species: *T. recurva* (ROXB.) MARKGRAF (= *Tabernæmontana recurva* ROXB.).
— *Stenosolen* MARKGRAF, *in* PULLE, Fl. Suriname 4 (1) : 455 (1937); type species: *S. heterophyllus* (VAHL) MARKGRAF (= *T. heterophylla* VAHL).
— *Taberna* MARKGRAF, Notizbl. Bot. Gart. Berlin 14 : 166 (1938), *non* A. DC., *nec* MIERS; type species: *T. albiflora* (MIQ.) MARKGRAF (= *Tabernæmontana albiflora* (MIQ.) PULLE).
— *Hazunta* PICHON, Not. Syst. 13 : 207 (1948); type species: *H. modesta* (BAK.) PICHON (= *T. modesta* BAK.).
— *Muntafara* PICHON, *l.c.* : 209; type species: *M. sessilifolia* (BAK.) PICHON (= *T. sessilifolia* BAK.).
— *Pandacastrum* PICHON, *l.c.* : 209; type species: *P. saccharatum* PICHON.
— *Sarcopharyngia* (STAPF) BOITEAU, Adansonia, ser. 2, 16 (2) : 272 (1976); type species: *S. ventricosa* (HOCHST. ex A. DC.) BOITEAU (= *T. ventricosa* HOCHST. ex A. DC.).
— *Camerunia* (PICHON) BOITEAU, *l.c.* : 274; type species: *C. penduliflora* (K. SCHUM.) BOITEAU (= *T. penduliflora* K. SCHUM.).
— *Leptopharyngia* (STAPF) BOITEAU, *l.c.* : 276; type species: *L. elegans* (STAPF) BOITEAU (= *T. elegans* STAPF).
— *Protogabunia* BOITEAU, *l.c.* : 276; type species: *P. letestui* (PELLEGR.) BOITEAU (= *T. letestui* (PELLEGR.) PICHON).

NOTE: Some species have been described in genera not maintained by the present author and have, moreover, not yet been combined with *Tabernæmontana*. New combinations will eventually be made, when the revision of the genus shows them to be valid species.

ACKNOWLEDGMENTS: The present author is very grateful to the staff of the Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, especially to its Director, Pr J.-F. LEROY, and also, for the fine photograph, to Mrs. AYMONIN-KERAUDREN.

REFERENCES

BOITEAU, P. & SASTRE, C., 1975. — Sur l'arille des Macoubea et la classification de la sous-famille des Tabernæmontanoïdées (Apocynacées), *Adansonia*, ser. 2, 15 (2) : 239-250.

BOITEAU, P. & ALLORGE, L., 1976. — Sur le statut des Conopharyngia au sens de Stapf, *Adansonia*, ser. 2, 16 (2) : 259-281.

LEEUWENBERG, A. J. M., 1958. — The Gesneriaceæ of Guiana. A critical revision with notes on species from adjacent regions, *Acta Bot. Neerl.* 7 : 291-444.

LEEUWENBERG, A. J. M., 1959. — Notes on American Gesneriaceæ, *Acta Bot. Neerl.* 8 : 43-53.

LEEUWENBERG, A. J. M., 1969. — The Loganiaceæ of Africa. VIII. Strychnos III, *Meded. Landbouwh. Wageningen* 69 (1) : 1-316.

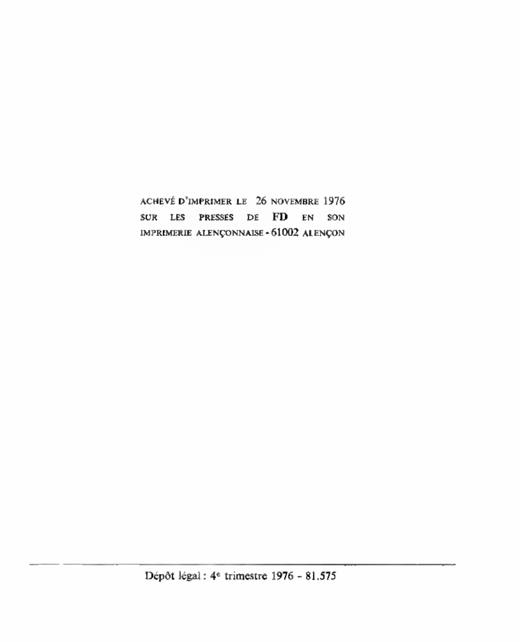
LEEUWENBERG, A. J. M., 1971. — The Loganiaceæ of Africa. IX. Key to the genera represented in Africa, *Acta Bot. Neerl.* 20 : 681-682.

LEEUWENBERG, A. J. M., 1975. — The Loganiaceæ of Africa. XIV. A revision of Nuxia Lam., *Meded. Landbouwh. Wageningen* 75 (8) : 1-80.

MARKGRAF, F., 1970. — Nouveaux taxons d'Apocynacées malgaches, *Adansonia*, ser. 2, 10 (1) : 29-33.

PICHON, M., 1948. — Classification des Apocynacées : VI. genre Tabernæmontana, *Not. Syst. Paris*, 13 (3) : 230-254.

PICHON, M., 1949. — Classification des Apocynacées : IX. Rauvolfiées, Alstoniées, Allamandées et Tabernémontanoïdées, *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris*, ser. 2, 27 (6) : 212-251, tab. 16-20.



ACHEVÉ D'IMPRIMER LE 26 NOVEMBRE 1976
SUR LES PRESSES DE FD EN SON
IMPRIMERIE ALENÇONNAISE - 61002 ALENÇON

Dépôt légal : 4e trimestre 1976 - 81.575

INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

ADANSONIA publie des articles en français ou en anglais, et seulement à titre exceptionnel dans d'autres langues. Des résumés à la fois explicites et concis *en anglais et en français* sont exigés.

Manuscrits. — Les manuscrits doivent être *dactylographiés* en double interligne sur format 21 × 29,7 cm, et se conformer aussi strictement que possible à la présentation de la revue, ceci tout particulièrement en ce qui concerne les *têtes d'articles* (titre, résumés, adresse), les *citations bibliographiques* dans le texte et en fin d'article, les *listes de synonymes*, les *clés*. La présentation de ces informations obéit à des règles rédactionnelles strictes, et des instructions détaillées en français ou en anglais seront remises sur demande aux auteurs.

La nomenclature utilisée devra respecter les règles du Code International de Nomenclature Botanique. La citation des auteurs doit être complète et non abrégée. Une liste alphabétique de tous les taxons cités, avec leurs auteurs, devra être annexée à chaque manuscrit, ceci afin de faciliter la compilation des tables annuelles d'ADANSONIA.

La liste bibliographique en fin d'article doit être *alphabétique* par noms d'auteurs, et *chronologique* pour les travaux d'un même auteur. Les références doivent y être complètes (auteur(s), date, titre de l'article, ouvrage ou revue, volume, pages).

Dans le texte, seuls doivent être *soulignés d'un trait:*

1. Les *noms scientifiques latins* (épithètes spécifiques sans capitales).
2. Les *noms vernoculaires* (sans capitale).
3. Les *mots* ou *groupes de mots* que l'auteur désire faire ressortir *en italiques.*

Ne rien souligner d'autre (noms de personnes, titre, sous-titre, etc.).

Citation de spécimens. — Il est demandé aux auteurs d'éviter les longues listes de spécimens étudiés et de se borner à citer quelques récoltes représentatives du taxon et de sa répartition.

Les indications variées provenant des étiquettes de récolte ne seront plus citées *in extenso*, mais devront être synthétisées sous forme de brèves notes phénologiques, écologiques, etc.

Il est conseillé aux auteurs :

1. de réserver les citations exhaustives des spécimens aux Flores en cours de publication quand cela est possible,

2. ou, à défaut, de déposer ces listes exhaustives dans les bibliothèques des instituts botaniques où elles pourront être consultées ou copiées à l'usage des spécialistes concernés;

3. de remplacer les listes de spécimens par des *cartes de répartition*, beaucoup plus démonstratives.

Illustrations. — Le format maximum des illustrations publiées est 115 × 165 mm. Les dimensions des originaux (tant dessins au trait que photographies) devront être 1,5 à 2 fois celles des illustrations imprimées. Les échelles éventuelles du *dessin original* seront indiquées en marge de celui-ci, en plus des échelles après réduction mentionnées dans la légende destinée à l'impression.

Les photographies seront tirées sur papier blanc brillant, et devront offrir une netteté et un contraste convenables. La revue ne publie normalement pas d'illustrations en couleurs.

Les figures constituant les éléments d'une même planche doivent être numérotées en *chiffres arabes.*

Correspondance. — Voir en page 2 de couverture l'adresse postale. Les manuscrits non conformes aux prescriptions ci-dessus seront retournés pour modification. Les épreuves sont envoyées *une fois*; étant donné les délais postaux parfois considérables il est demandé aux auteurs de procéder aux corrections sans retard, ceci dans leur propre intérêt.